ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

7

ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Аккредитован с 1998 г. Международной ассоциацией по таксономии растений
в целях регистрации всех новых названий растений.

Accredited since 1998 with the International Association for Plant Taxonomy for the purpose
of registration of all new plant names.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Т. В. Егорова,
С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*),
K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон),
Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург),
Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев),
Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London),
R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg),
L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. М. Бобылева, О. И. Буркова* и *А. Х. Салтанаева*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 19.07.99. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 16.8. Тираж 420 экз. Тип. зак. № 199. С 148

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Коллектив авторов

УДК 581.52:631.416

© И. В. Дроздова, Н. В. Алексеева-Попова

ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛЬНОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ И ПОЧВ НА УЛЬТРАОСНОВНЫХ ПОРОДАХ УСТЬ-БЕЛЬСКОГО ГОРНОГО МАССИВА (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ РЕКИ АНАДЫРЬ). III. РАСТЕНИЯ СЕМЕЙСТВ *POACEAE, CYPERACEAE, ERICACEAE*

I. V. DROZDOVA, N. V. ALEXEEVA-POPOVA. FEATURES OF PLANT AND SOIL MINERAL COMPOSITION ON ULTRABASIC ROCKS IN THE UST-BELSKIY MASSIF (THE MIDDLE REACHES OF ANADYR RIVER). III. PLANTS OF THE FAMILIES *POACEAE, CYPERACEAE, ERICACEAE*

Приведены данные о минеральном составе растений семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, обитающих на ультраосновных и кислых горных породах Южной Чукотки. Рассматривается влияние таксономических и экологических факторов на минеральный обмен растений на ультраосновных горных породах — серпентинитах. Высказано предположение, что основой серпентинитовой устойчивости растений семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* является их способность ограничивать поглощение ионов, содержащихся в серпентинитовых почвах в избыточных концентрациях.

Ключевые слова: концентрация элементов, серпентинитовые местообитания, минеральный состав растений, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*.

Настоящая работа является частью исследования проблемы своеобразия «серпентинитовой растительности» Южной Чукотки. В наших предыдущих статьях были представлены основные характеристики химического состава почв, сформированных на ультраосновных породах, а также минеральный состав травянистых двудольных растений некоторых семейств (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994, 1996; Дроздова, Юрцев, 1995). Задачей настоящей работы было изучение особенностей минерального состава травянистых однодольных растений, а также кустарничков. При этом имелось в виду установить характер минерального питания растений изученных семейств в своеобразных условиях на ультраосновных горных массивах по сравнению с кислыми зональными, а также выявить различия в накоплении макро- и микроэлементов растениями разных таксонов и жизненных форм. Поскольку именно растения семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* встречаются практически во всех «серпентинитовых сообществах» — от начальных стадий сукцессии до зрелых зональных комплексов растений — представляло интерес изучить вариабельность их минерального состава в зависимости от экологических условий.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в южной части Усть-Бельского серпентинитового массива в среднем течении реки Анадырь на горе Горбатой. Известно, что почвы, сформированные на ультраосновных породах, характеризуются преимущественно нейтральной и слабощелочной реакцией (Krause, 1958; Proctor, Nagy, 1992), что подтверждается и результатами нашего исследования. Для сравнения образцы растений собирали также на кислых древнеаллювиальных почвах у подножья горы Горбатой, где представлены южные гипоарктические тундры, близкие к плакорным. Всего был собран и проанализирован 41 вид растений, относящихся к вышеперечисленным семействам. Образцы некоторых видов были собраны в отличающихся экотопах.

Как и ранее, содержание макро- и микроэлементов в растениях определяли атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре AAS 1N в пламени ацетилен—воздух, P — по образованию молибденовой сини с амидолом (Дроздова, Юрцев, 1995). В связи с большим объемом фактического материала в статье приводятся данные по минеральному составу большинства изученных видов. Средние содержания рассчитаны для всех проанализированных видов.

Статистическую обработку данных проводили на персональном компьютере, по программе Excel 7.0 для Windows 95.

Результаты и их обсуждение

На выходах ультраосновных пород виды семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* встречаются как на обнаженном серпентинитовом субстрате в привершинной части горы Горбатой, так и ниже по склону в дернине, где возрастает их разнообразие и обилие. Среднее содержание Mg — элемента, находящегося в серпентинитовых почвах в избыточных количествах, — в растениях сем. *Poaceae* на гипербазитах составило 0.25, *Cyperaceae* — 0.34 % (табл. 1). Это меньше, чем в растениях всех остальных исследованных семейств, например *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* (рис. 1). В то же время следует отметить, что на кислых горных породах в тундровой зоне содержание Mg было гораздо ниже (Манаков, 1970; Alexeeva-Popova et al., 1995).

Отмечены межвидовые различия минерального состава. Широко распространенным видом сем. *Poaceae* на ультраосновных породах является *Festuca auriculata*. Он произрастает на щебнистых пятнах в сухих щебневато-пятнистых и в евтрофных тундрах, но также на пятнах голого грунта. В образцах *F. auriculata*, собранных на щебневатой полосе в суглинисто-пятнистой осочково-кобрезиево-дриадовой тундре, содержалось максимальное для семейства количество Mg (табл. 2). Близкородствен-

ТАБЛИЦА 1

Среднее содержание макро- и микроэлементов в растениях семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* на ультраосновных (1) и кислых (2) горных породах

Семейство	Число изученных образцов	Горная порода	Элементы, % сух. массы			
			P	K	Ca	Mg
Poaceae	19	1	0.08±0.01	0.56±0.06	0.12±0.01	0.25±0.03
		2	0.13±0.02	0.79±0.14	0.19±0.06	0.08±0.03
Cyperaceae	26	1	0.08±0.01	0.65±0.05	0.16±0.02	0.34±0.02
		2	0.11±0.005	0.37±0.02	0.20±0.04	0.17±0.03
Ericaceae	28	1	0.10±0.01	0.36±0.02	0.50±0.02	0.39±0.03
		2	0.11±0.03	0.37±0.04	0.59±0.10	0.15±0.02

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство	Ca/Mg	Элементы, мг/кг сух. массы				
		Fe	Zn	Mn	Cu	Ni
Poaceae	0.53±0.07	180±74.8	11.6±1.12	68.5±14.0	3.67±0.43	12.3±3.05
	3.36±2.18	41.1±3.05	19.5±4.65	489±53.0	3.22±0.92	3.32±0.67
Cyperaceae	0.58±0.09	166±37.0	12.8±1.03	119±23.5	4.39±0.33	11.7±1.60
	1.11±0.04	68.1±13.6	36.1±3.05	221±77.5	3.56±0.14	2.37±0.14
Ericaceae	1.44±0.12	163±34.1	37.4±6.09	119±35.3	4.40±0.36	14.6±2.60
	3.80±0.25	56.0±10.9	39.1±15.9	1133±228	3.62±0.61	< 1

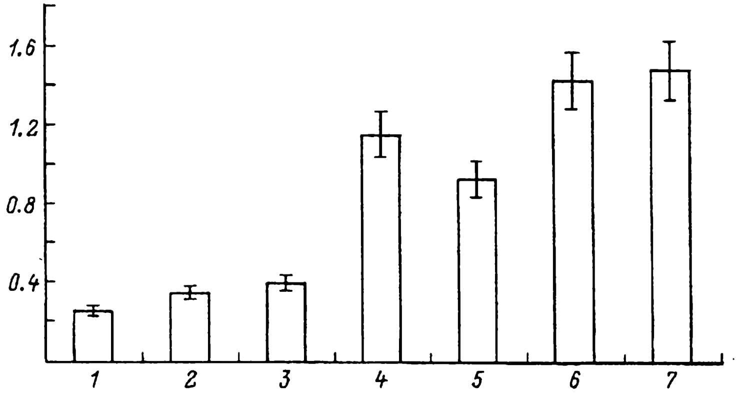


Рис. 1. Среднее содержание Mg в растениях некоторых семейств на ультраосновных и кислых горных породах Южной Чукотки.

По оси абсцисс — семейства: *1* — *Poaceae*, *2* — *Cyperaceae*, *3* — *Ericaceae*, *4* — *Caryophyllaceae*, *5* — *Saxifragaceae*, *6* — *Fabaceae*, *7* — *Asteraceae*. По оси ординат — содержание Mg, % сухой массы.

ный вид *F. lenensis*, произрастающий на более сухих участках в сходных экотопах, также накапливал 0.50 % Mg, что больше, чем в среднем для семейства. Аналогичная картина выявлена и в содержании Mg у разных видов сем. *Cyperaceae*. Виды, приуроченные к чисто минеральным почвам (*Carex rupestris*, *C. glacialis*, *Kobresia simpliciuscula* subsp. *subfilifolia*) характеризуются уровнями Mg 0.34—0.50 %, т. е. выше среднего значения. У видов, произрастающих на зрелых серпентинитовых почвах, содержание элемента ниже. Так, например, у *Carex lugens* — вида, встречающегося в евтрофных тундрах нижней части склона горы Горбатой, — уровень Mg колебался от 0.17 до 0.27 % (табл. 2).

Среди всех исследованных видов растений злаки и осоки выделяются минимальным уровнем Ca. Межвидовые колебания в содержании этого элемента незначительны. Средний уровень Ca близок к критическому уровню (0.1 %) содержания элемента для злаков. Однако для ряда видов (например, *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia glauca*) отмечено еще более низкое содержание Ca — 0.06 %, отражающее недостаточную обеспеченность элементом — одним из основных для жизнедеятельности.

Известно, что одной из особенностей флоры на ультраосновных породах в разных регионах земного шара является совместное произрастание базифитов и ацидофитов (Proctor, Nagy, 1992). Эта особенность присуща и серпентинитовой флоре Южной Чукотки. Сравнение данных по содержанию Ca у *H. alpina* и *Calamagrostis purpurea* — видов-ацидофитов, изредка встречающихся на серпентинитовых почвах, показало, что уровень этого элемента в растениях на гипербазитах в 1.6—2.0 раза ниже, чем на кислых древнеаллювиальных почвах. У *H. alpina* отмечено также 3-кратное уменьшение концентрации P в особях, обитающих на серпентинитах по сравнению с обитающими на кислых почвах.

У ряда представителей сем. *Cyperaceae* обнаружен очень низкий уровень Ca. Например, вид *Carex glacialis*, обитающий в привершинной части горы Горбатой на каменистых серпентинитовых почвах, очень бедных Ca, содержал его всего 0.04 %. Во многих других районах, однако, *C. glacialis* — типичный кальцефит (Б. А. Юрцев, личное сообщение). Интересно отметить, что у другого вида рода *Carex* — *C. scirpoidea* содержание Ca находилось в тесной зависимости от уровня Mg ($r = -0.84$). При этом концентрация K у этого вида в разных экотопах изменялась гораздо меньше (табл. 2).

У всех исследованных видов семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* уровень K превосходит таковой Ca. Соотношение K/Ca для представителей сем. *Poaceae* в среднем равно 4.7, сем. *Cyperaceae* — 4.1, что выше, чем у растений всех остальных изученных семейств. Наблюдались изменения уровня K у видов, произрастающих в

ТАБЛИЦА 2

Минеральный состав растений на ультраосновных (1) и кислых (2) горных породах

Семейство	Виды	Горная порода	Местообитание*	Элементы, % сух. массы				Ca/Mg	Элементы, мг/кг сух. массы				
				P	K	Ca	Mg		Fe	Zn	Mn	Cu	Ni
Poaceae	*Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.	1	5	0.05	0.66	0.06	0.16	0.38	32.2	16.1	141	2.68	2.14
	Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	1	12	0.10	0.89	0.12	0.20	0.60	50.0	22.1	242	4.27	6.00
	То же	2	15	0.11	0.93	0.25	0.05	5.55	38.0	24.2	542	4.14	2.65
	Deschampsia glauca C. Hartm.	1	5	0.05	0.33	0.06	0.17	0.34	52.8	7.02	14.9	2.78	7.63
	Festuca altaica Trin.	1	6	0.12	0.67	0.14	0.19	0.74	39.1	5.04	22.4	1.98	6.15
	То же	1	12	0.09	1.07	0.08	0.13	0.60	54.0	13.2	27.3	3.04	12.5
	F. auriculata Drob.	1	5	0.07	0.45	0.16	0.62	0.26	1070	8.69	35.4	9.24	40.7
	То же	1	2	0.05	0.23	0.18	0.19	0.95	408	7.03	32.8	3.13	18.6
	F. lenensis Drob.	1	4	0.06	0.33	0.15	0.50	0.30	842	13.0	30.3	5.33	47.3
	Hierochloë alpina (Sw.) Roem et Schult	1	13	0.08	0.76	0.08	0.18	0.40	51.5	10.4	125	2.11	11.6
	То же	1	9	0.05	0.34	0.08	0.19	0.40	90.2	8.70	108	4.83	9.77
	» »	2	15	0.15	0.65	0.13	0.11	1.18	44.1	14.9	436	2.30	3.99
Cyperaceae	*Carex glacialis* Mackenz.	1	1	0.06	0.40	0.04	0.34	0.12	157	7.86	74.2	7.39	11.6
	То же	1	5	0.03	0.19	0.08	0.38	0.20	658	6.77	59.0	2.62	25.5
	C. lugens H. T. Holm	1	8	0.08	0.74	0.21	0.22	0.95	47.6	12.2	279	3.46	6.14
	То же	1	9	0.07	0.54	0.22	0.18	1.22	72.2	9.82	309	2.17	6.55
	» »	1	13	0.09	0.67	0.33	0.17	1.94	109	20.9	434	3.26	3.07
	» »	1	14	0.09	0.77	0.21	0.27	0.78	81.0	11.5	188	5.07	11.2
	C. podocarpa R. Br.	1	10	0.06	0.76	0.26	0.44	0.59	91.3	10.6	45.1	3.61	5.72
	То же	1	12	0.14	1.49	0.29	0.36	0.81	50.0	19.8	47.9	6.83	10.4
	C. rupestris Bell. ex All.	1	1	0.06	0.42	0.09	0.41	0.23	360	9.13	69.9	3.55	25.8
	C. scirpoidea Michx.	1	10	0.07	0.75	0.07	0.55	0.13	76.3	9.28	47.3	3.48	4.78
	То же	1	8	0.06	0.62	0.14	0.39	0.36	72.1	6.10	45.5	2.33	5.30
	» »	1	5	0.06	0.58	0.09	0.46	0.19	225	13.5	98.2	5.48	11.0
	» »	1	13	0.06	0.68	0.10	0.40	0.25	39.3	7.09	44.0	3.26	3.58

	Eriophorum angustifolium Honck.	2	15	0.11	0.35	0.24	0.21	1.14	54.5	33.1	299	3.42	2.50
	E. triste (Th. Fries) A. Löve et Hadač	1	14	0.06	0.65	0.09	0.39	0.25	157	12.3	318	5.55	12.8
	E. vaginatum L.	1	14	0.15	0.52	0.20	0.18	1.11	46.6	15.9	149	5.24	3.58
	Kobresia simpliciuscula (Wahlenb.) Mack. subsp. *subfilifolia* Egor.	1	9	0.09	0.36	0.12	0.50	0.24	748	9.46	47.7	3.49	28.8
Ericaceae	*Andromeda polifolia* L.	1	5	0.06	0.27	0.53	0.47	1.13	112	18.2	38.3	3.54	7.04
	То же	2	15	0.06	0.27	0.64	0.14	4.57	94.4	24.3	1220	4.01	< 1
	Arctous alpina (L.) Nieden.	1	6	0.11	0.34	0.53	0.41	1.29	31.1	80.5	22.4	1.36	4.25
	То же	2	16	0.22	0.49	0.91	0.22	4.14	37.9	102	253	1.81	< 1
	A. erythrocarpa Small	1	11	0.06	0.37	0.46	0.75	0.61	28.1	104	14.2	2.37	6.47
	Cassiope tetragona (L.) D. Don	1	9	0.10	0.16	0.42	0.27	1.56	271	20.3	120	3.98	8.90
	То же	1	6	0.07	0.25	0.35	0.16	2.19	191	17.7	85.7	4.18	10.3
	» »	1	2	0.07	0.20	0.34	0.27	1.30	462	13.3	99.7	4.62	28.3
	» »	1	11	0.10	0.23	0.48	0.20	2.40	795	23.9	157	7.81	14.8
	Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	1	13	0.10	0.33	0.43	0.24	1.79	61.0	20.6	395	3.87	5.04
	То же	2	15	0.09	0.40	0.51	0.15	3.40	57.3	23.8	1230	4.95	< 1
	Rhododendron parvifolium Adams	1	6	0.11	0.35	0.48	0.72	0.67	99.4	20.4	16.6	5.24	13.3
	То же	1	3	0.12	0.46	0.61	0.44	1.39	238	20.6	73.3	6.68	31.1
	» »	1	7	0.13	0.40	0.45	0.39	1.15	235	17.2	11.5	4.98	25.4
	» »	1	4	0.12	0.54	0.51	0.37	1.38	91.7	13.6	17.2	7.15	31.7
	» »	1	14	0.13	0.50	0.52	0.35	1.48	199	24.2	84.4	4.70	8.12
	Vaccinium uliginosum L. subsp. *uliginosum*	1	14	0.09	0.44	0.58	0.36	1.61	39.0	37.2	544	4.27	8.45
	То же	2	16	0.07	0.28	0.55	0.18	3.06	32.3	29.4	1400	4.70	< 1
	V. uliginosum subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	1	14	0.07	0.30	0.61	0.40	1.52	43.7	50.0	547	4.22	5.67
	V. vitis-idaea L.	2	16	0.09	0.40	0.32	0.08	3.85	58.2	15.9	1560	2.61	< 1

Примечание. *1 — редкотравные (редкоподушечные) группировки щебнистых обдуваемых привершинных участков горы Горбатой. 2—11 — тундры верхних и средних частей склонов горы Горбатой: 2 — щебневато-пятнистая осочково-дриадовая лишайниковая сухая, 3 — щебневато-пятнистая осочково-дриадово-рододендроново-лишайниковая сухая, 4 — щебнистая разнотравно-куртиннодриадовая сухая, 5 — суглинисто-пятнистая щучково-кобрезиево-осочковая дриадово-рододендроновая сырая, 6 — осочково-кустарничково (*Dryas incisa, Cassiope tetragona, Arctous alpina, Salix arctica*)-мохово-лишайниковая полосчато-пятнистая, 7 — осочково-кустарничковая с *Rhododendron parvifolium* ритидиево-лишайниковая сухая, 8 — мелкощебневато-пятнистая осочково-рододендроново-дриадовая лишайниковая сухая, 9 — щебневато-суглинисто-пятнистая осочково-кобрезиево-рододендроново-дриадовая, 10 — щебневато-крупнопятнистая осочково-кобрезиево-дриадовая лишайниковая, 11 — кобрезиево-осоковая дриадово-кассиопейно-рододендроновая; тундры нивального урочища: 12 — осоково-оксириево-ивково-мелкомоховая нивальная луговинная; тундры нижней части склонов горы Горбатой: 13 — кустарниковая осоково-багульниково-хилокомиевая бугорковатая с кедровым стлаником, 14 — осочково-кочкарная осочково-пушициевая смешанно-кустарничковая лишайниково-моховая, 15 — мелко-ерничково-голубичная политрихово-ритидиевая гипоарктическая, 16 — дикраново-ягельная гипоарктическая.

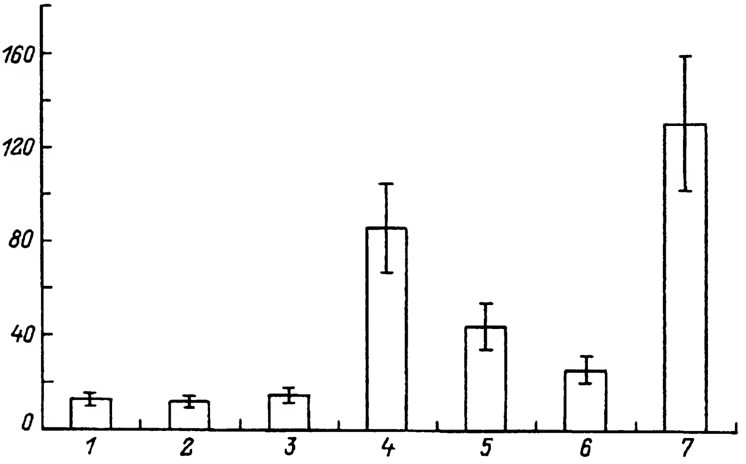


Рис. 2. Среднее содержание Ni в растениях некоторых семейств на ультраосновных и кислых горных породах Южной Чукотки.

По оси ординат — содержание Ni, мг/кг сухой массы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

разных экологических условиях. Максимальное количество K накапливают виды, встречающиеся в нивальном урочище. Например, у произрастающих здесь видов *Festuca altaica* и *Carex podocarpa* уровень K составил 1.07 и 1.49 % соответственно, что на 80 % выше, чем у растений тех же видов в осочково-кустарничково-моховолишайниковой тундре на склоне горы Горбатой (табл. 2). Отметим, что содержание K в почвах данного экотопа не превышает таковое в большинстве почв на серпентинитах. Однако уровень Mg здесь снижен вследствие выщелачивания его (как катиона более подвижного, чем Ca) из почвенного поглощающего комплекса при промывном режиме увлажнения в нивальных условиях. В результате этого и создаются благоприятные условия для поглощения других макроэлементов, в частности K. Наименьшие концентрации K наблюдались у видов *Festuca auriculata* и *Carex glacialis* (0.23 и 0.19 % соответственно), встречающихся на обнаженном серпентинитовом субстрате, содержащем максимальные количества обменного Mg.

Исследованные виды семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* близки между собой по уровню содержания микроэлементов Fe, Zn и Cu (табл. 1). Однако на гипербазитах осоковые в 1.7 раза богаче Mn, чем злаки. Виды сем. *Cyperaceae* усиленно накапливают Mn по сравнению не только с однодольными, но и со многими двудольными растениями и в других географических районах (Парибок, Алексеева-Попова, 1967; Андрианова, Петрунина, 1976), в том числе и на гипербазитах (Алексеева-Попова, 1972). Их можно отнести к привычным концентраторам, накапливающим Mn независимо от уровня содержания элемента в почве. Больше всего Mn (434 мг/кг) накапливает ацидофит *Carex lugens*, произрастающий на торфянистых почвах в нижней части склона. Высоким уровнем элемента (в среднем 219 мг/кг) характеризуются также виды рода *Eriophorum*.

По литературным данным, уровень содержания Ni в растениях несерпентинитовых местообитаний составляет обычно 0.5—5.0 мг/кг (Reeves, 1992). Среднее содержание Ni, находящегося в высоких концентрациях в серпентинитовых почвах, в растениях сем. *Poaceae* составило 12.7, сем. *Cyperaceae* — 11.7 мг/кг, что существенно ниже, чем в двудольных травянистых растениях (рис. 2). Больше элемента накапливают виды, обитающие на обнаженном серпентинитовом субстрате: *Festuca auriculata* (40.7 мг/кг), *F. lenensis* (47.3), *Carex rupestris* (25.8), *C. glacialis* (25.5 мг/кг). Поскольку ультраосновные горные породы обогащены Ni, то в этих экотопах субстраты содержат максимальное количество Ni (Алексеева-Попова, Дроздова, 1994). Данные виды рода *Festuca* характеризуются также максимальным для семейства количеством Fe: 1070 и 842 мг/кг. Среди представителей сем. *Cyperaceae* наиболее низкий уровень

Ni (2.50 мг/кг) отмечен для облигатного ацидофита *Eriophorum angustifolium*, произрастающего только на кислых древнеаллювиальных почвах.

Остановимся теперь на характеристике растений сем. *Ericaceae*. Только на ультраосновных породах на горе Горбатой нами были собраны листья 4 видов данного семейства — *Cassiope tetragona*, *Rhododendron parvifolium*, *Arctous erythrocarpa*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. 4 вида обнаружены как на серпентинитах, так и на кислых древнеаллювиальных почвах — *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* и *Andromeda polifolia*. Только на кислых почвах встречается вид *Vaccinium vitis-idaea*.

Большинство исследованных нами растений сем. *Ericaceae* характеризуются более высоким содержанием Ca, чем Mg. Следовательно, в них соотношение Ca/Mg > 1. Сопоставление минерального состава *Andromeda polifolia*, *Ledum decumbens* и *Vaccinium uliginosum* показало, что растения на гипербазитах в среднем содержат в 2 раза больше Mg по сравнению с растениями тех же видов на кислых почвах. Однако несмотря на изменение уровня Mg и Ca в растениях сем. *Ericaceae* в контрастных геохимических условиях в них остается соотношение Ca/Mg > 1.

По нашим данным, кустарнички сем. *Ericaceae* накапливают больше Ca, чем K (табл. 1). Преобладание Ca над K — характерная черта минерального состава кустарничков, отмеченная в литературе (Родин, Базилевич, 1965; Алексеева-Попова, 1972). Эта особенность их минерального обмена сохраняется и при произрастании видов сем. *Ericaceae* на серпентинитовых почвах, несмотря на чрезвычайную их бедность Ca. Следует отметить, что *Rhododendron parvifolium* — наиболее распространенный вид в серпентинитовых местообитаниях. Он произрастает как на каменистых пятнах вместе с *Salix arctica* и *Dryas incisa*, так и в осочково-кочкарных, осоково-пушициевых, смешанно-кустарничковых (*Dryas incisa*, *Cassiope tetragona*, *Arctous erythrocarpa*, *Vaccinium uliginosum*) лишайниково-моховых тундрах в нижней части склона. При этом содержание Mg в *Rhododendron parvifolium* варьирует от 0.72 до 0.35 %. Уровень же Ca изменяется в гораздо меньшей степени (табл. 2).

Известно, что эрикоидные кустарнички способны накапливать значительные количества Mn (Парибок, Алексеева-Попова, 1967; Kinzel, 1985). По нашим данным, содержание Mn в них на ультраосновных породах подвержено значительным колебаниям. Больше элемента содержат виды, произрастающие в нижних частях склонов на зрелых серпентинитовых почвах: *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (395 и 547 мг/кг соответственно). Это естественно, учитывая в основном биогенное происхождение Mn. Представители сем. *Ericaceae*, которые кроме вышеупомянутых экотопов обитают также и на грубоскелетных серпентинитовых почвах, дифференцированы по содержанию Mn. В растениях, приуроченных к сухим щебнистым тундрам верхней и средней части склона горы Горбатой, уровень Mn резко снижается. Так, например, у *Arctous alpina*, произрастающего на серпентинитовых почвах, среднее содержание Mn составило 18.2, а на кислых почвах — 253 мг/кг. Виды, облигатно связанные в своем распространении с кислыми почвами, содержат максимальное количество Mn. Например, огромные количества Mn (более 1500 мг/кг) содержал ацидофит *Vaccinium vitis-idaea*, встречающийся только на кислых древнеаллювиальных почвах в мелкоерничково-голубичной политрихово-ритидиевой гипоарктической тундре. Известно, что для большинства видов растений симптомы токсичности проявляются при содержании Mn 500 мг/кг (Uren, 1992). Следует отметить, что, несмотря на более низкое содержание Mn в растениях сем. *Ericaceae* на серпентинитовых почвах по сравнению с кислыми (табл. 1), не отмечено различий в их росте на почвах обоих типов. Вероятно, столь высокий уровень Mn не является необходимым фактором минерального обмена видов-концентраторов. В эксперименте с *Vaccinium vitis-idaea* было показано, что растения, содержащие в листьях 6800—12300 мк/кг Mn, не отличались по продуктивности фотосинтеза, сухой массе, числу листьев от особей того же вида с концентрацией Mn в листьях 18—1500 мг/кг (Miller, 1987).

Что касается Zn, то его уровень в 20—30 раз более высокий, чем в среднем для семейства, отмечен у *Arctous alpina* и *A. erythrocarpa*, что, по-видимому, является специфической особенностью видов рода *Arctous*. Подтверждением этого положения являются данные по Восточной Чукотке. Эти виды на почвах разной основности выделялись максимальным для сем. *Ericaceae* содержанием Zn (Игошина и др., 1996). У данных видов отмечена минимальная для семейства концентрация Cu — 1.36 мг/кг. На Восточной Чукотке такие низкие содержания Cu найдены у *Arctous alpina* только на кислых почвах.

Среднее содержание Fe в растениях сем. *Ericaceae* на гипербазитах составило 163, на кислых горных породах — 56 мг/кг. Уровень накопления Fe выше у *Rhododendron parvifolium* и *Cassiope tetragona*, видов, наиболее часто встречающихся в серпентинитовых сообществах. *C. tetragona* и на Восточной Чукотке выделялся высоким содержанием Fe.

Эти же виды характеризуются максимальными концентрациями Ni, уровень которого для семейства в целом коррелирует с содержанием подвижных форм элемента в почве ($r = 0.65$). Содержание Ni в видах, встречающихся на кислых почвах, было менее 1 мг/кг (табл. 1).

Таким образом, растения семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, встречающиеся на серпентинитовых почвах, характеризуются повышенными по сравнению с растениями тех же видов, произрастающими на кислых древнеаллювиальных почвах, уровнем содержания Mg, а также Ni. Представители сем. *Poaceae*, приуроченные к серпентинитовым почвам, беднее K, Ca, Mn по сравнению с видами на кислых почвах. Резкое снижение уровня Mn отмечено нами и в растениях сем. *Ericaceae*, особенно приуроченных к обнаженному серпентинитовому субстрату.

На примере серпентинитовых местообитаний можно хорошо проследить избирательную поглотительную способность, присущую разным таксонам даже в ранге семейства. Так, травянистые однодольные растения семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* на серпентинитовых почвах с высоким уровнем доступных форм Mg и Ni характеризуются более низким содержанием этих элементов по сравнению с двудольными (рис. 1, 2). По нашим данным, виды, произрастающие на щебнистых незадернованных участках (*Festuca auriculata*, *Kobresia simpliciuscula* subsp. *subfilifolia*), содержали 0.19 и 0.50 % Mg и 18.6 и 28.8 мг/кг Ni соответственно. Для сравнения укажем, что обитающий в том же экотопе вид *Artemisia borealis* накапливал 2.29 % Mg и 354 мг/кг Ni. Это объясняется низкой интенсивностью биологического накопления элементов злаками и осоками, что наиболее отчетливо проявляется при сравнении коэффициентов биологического накопления (КБН) Mg и Ni для отдельных видов травянистых однодольных и двудольных растений. КБН рассчитывали как отношение содержания элемента в растении к уровню доступных форм его в почве. На рис. 3 видно, что КБН Mg у большинства злаков и осок меньше 1 или близок к ней, в то время как у видов семейств *Caryophyllaceae* и *Asteraceae* КБН Mg больше 1, а у некоторых — больше 10. Ni менее интенсивно, чем Mg, аккумулируется растениями. Однако и в этом случае выявилась аналогичная картина. Однодольные травянистые растения выделяются низкими значениями КБН Ni, а двудольные — более высокими (рис. 4).

Вариабельность минерального состава растений в зависимости от экологических условий у разных видов неодинакова. Например, содержание Mg у разных групп растений на серпентинитовых почвах по сравнению с кислыми увеличивалось в различной степени. У злака *Hierochloë alpina*, обитающего на серпентинитовых почвах, уровень Mg был только в 1.6 раза выше, чем у особей того же вида, произрастающих на кислых почвах, в то время как у представителя разнотравья *Polygonum tripterocarpum* в том же экотопе уровень Mg на серпентинитах был в 4.5 раза выше, чем на кислых почвах.

Злаки характеризуются определенной стабильностью элементного состава, который слабо зависит от экологических условий местообитания и геологических особенностей региона (Касимов, Проскуряков, 1989). Выдвигались различные предположения о причинах меньшей по сравнению с двудольными зависимости минераль-

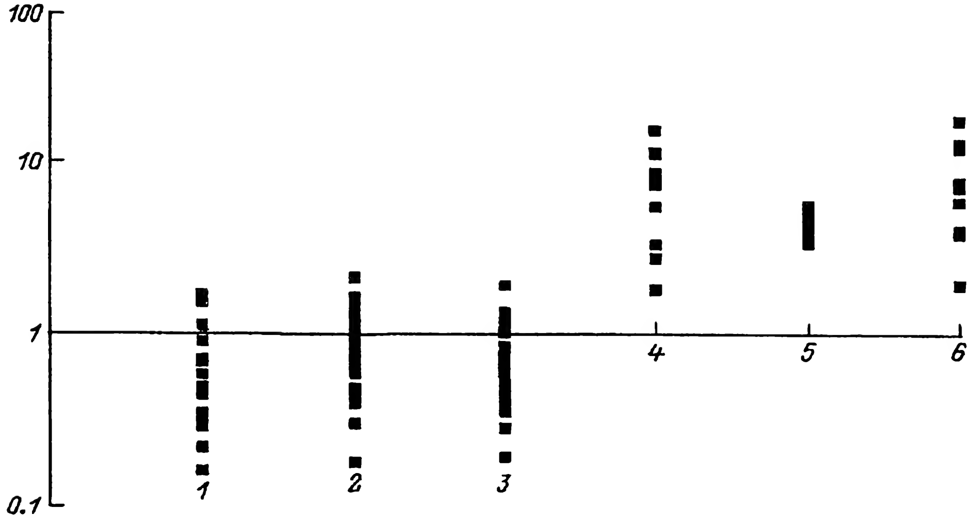


Рис. 3. Коэффициенты биологического накопления Mg растениями некоторых семейств.

По оси ординат — КБН, по оси абсцисс — семейства: *1* — *Poaceae*, *2* — *Cyperaceae*, *3* — *Ericaceae*, *4* — *Caryophyllaceae*, *5* — *Fabaceae*, *6* — *Asteraceae*.

ного состава однодольных растений от химического состава почв. Известно, что однодольные растения обладают механизмом, позволяющим им ограничивать поглощение ряда ионов, в том числе тяжелых металлов (Rebafka et al., 1990).

В качестве одной из причин различия в концентрации минеральных элементов у однодольных и двудольных растений приводится разная катионообменная емкость их корней. За небольшим исключением, двудольные растения имеют более высокую катионообменную емкость, чем однодольные (Ernst, 1972). Однодольные поглощают

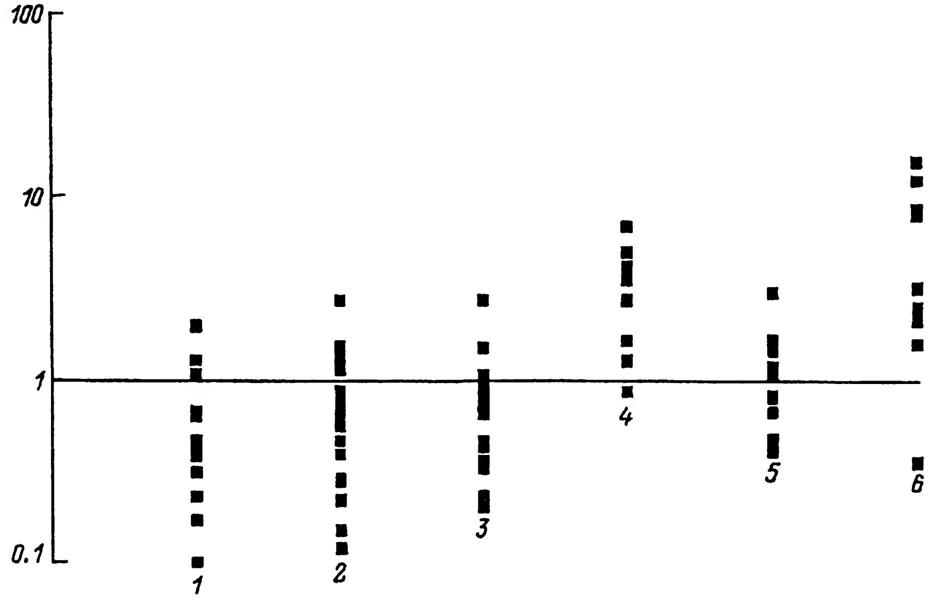


Рис. 4. Коэффициенты биологического накопления Ni растениями некоторых семейств.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

больше анионогенных элементов, например B и Mo, чем катионогенных (Wallace, Wallace, 1984; Скарлыгина-Уфимцева, Опекунова, 1985; Касимов, Проскуряков, 1989). Злаки с их поверхностной корневой системой не способны аккумулировать такое большое количество элементов, как разнотравье с широко разветвленной корневой системой.

Таким образом, адаптация злаков и осок по отношению к элементам, содержащимся в избытке в среде обитания, происходит за счет сохранения во внутренних средах растения более низкой, чем в окружающей среде, концентрации элементов, т. е. поддержания отрицательного градиента (Петрунина, 1971; Скарлыгина-Уфимцева, Опекунова, 1985). Этим, очевидно, объясняется полное отсутствие уродливых форм среди дикорастущих злаков и осок на почвах, обогащенных микроэлементами. Все эти особенности однодольных травянистых растений обусловливают их большую экологическую амплитуду и служат основой серпентинитовой устойчивости злаков и осок, отмечаемой рядом авторов (Kruckeberg, 1954; Krause, 1958; Kinzel, 1982).

Наши исследования показали, что содержание Mg и Ni у эрикоидных кустарничков ниже, чем у травянистых двудольных растений (рис. 1, 2). Принимая во внимание тот факт, что эти элементы находятся в серпентинитовых почвах в избыточных количествах, можно заключить, что исследованные нами виды сем. *Ericaceae* более автономны в своем минеральном обмене, чем растения других семейств. Как видно из приведенных данных (табл. 2), даже у видов, встречающихся на обнаженном серпентинитовом субстрате (*Rhododendron parvifolium*, *Cassiope tetragona*), наблюдалось высокое соотношение Ca/Mg. На гораздо более высокое соотношение Ca/Mg и более низкий уровень Ni у жестколистных эрикоидных кустарничков по сравнению с другими растениями на серпентинитах указывает ряд авторов (Krause, 1958; Kinzel, 1982). Причина этого явления кроется, вероятно, в особенностях поглотительной системы корней этих растений, обеспечивающей способность частично ограничивать поглощение ионов, которые содержатся в почве в высоких концентрациях. Слабая транспирация жестколистных кустарничков, имеющих мелкие листья с ксероморфной структурой, обусловливает незначительную долю пассивного ионного поглощения, что ослабляет массовое поступление к поверхности корней почвенного раствора, содержащего токсические концентрации химических элементов (Proctor, Nagy, 1992). Обнаруженное нами относительно низкое содержание Mg и Ni в хвое кустарника *Pinus pumila* можно объяснить этим же механизмом.

Было установлено также, что высокая концентрация Ca у видов сем. *Ericaceae*, произрастающих в лесных сообществах в Альпах, связана с тем, что их корни практически не проникают в минеральные горизонты почвы, распространяясь в верхнем грубогумусном горизонте, в который благодаря разрушению хвойной подстилки поступает меньше Mg и больше Ca (Caflisch, 1974, цит. по: Kinzel, 1982). Следует отметить, что среди исследованных нами видов сем. *Ericaceae* большинство, за исключением *Rhododendron parvifolium* и *Cassiope tetragona*, встречается на органогенном субстрате: на прогалинах среди кустов *Pinus pumila*, в кустарниково-моховых тундрах нижних частей склонов.

По литературным данным, присутствие микоризы ослабляет отрицательное влияние некоторых минеральных свойств почвы, например токсическое действие высоких концентраций тяжелых металлов Cu и Zn — на *Calluna vulgaris* (Bradley et al., 1982), Fe — на *Vaccinium macrocarpon* (Shaw et al., 1990). Известно, что и другие эрикоидные кустарнички имеют хорошо развитую микоризу, что делает их, вероятно, менее зависимыми от неблагоприятных для ряда видов условий минерального питания на серпентинитах.

Стратегия приспособления растений к экстремальным условиям может быть разной: ограничение абсорбции содержащихся в почве в избыточных количествах ионов у некоторых видов и накопление их в высоких концентрациях в органах и тканях у большинства других видов, что предполагает формирование внутренних механизмов устойчивости. Исследованные нами растения семейств *Poaceae*, *Cypera-*

ceae, *Ericaceae* способны ограничивать поглощение ионов, имеющихся в серпентинитовых почвах в избыточных концентрациях, в частности Mg и Ni, что служит основой их серпентинитовой устойчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). I. Почвы // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 75—85.

Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). II. Растения // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 70—78.

Алексеева-Попова Н. В. Содержание химических элементов в растениях Полярного Урала в связи с проблемой серпентинитовой растительности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 25 с.

Андрианова Г. А., Петрунина Н. С. Некоторые черты геохимической экологии растений Центральной Якутии // Тр. биогеохим. лаб. 1976. Т. 14. С. 48—117.

Дроздова И. В., Юрцев Б. А. Сравнительная характеристика минерального состава различных экологических групп растений на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 51—59.

Игошина Т. И., Алексеева-Попова Н. В., Секретарева Н. А. О накоплении минеральных элементов представителями семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на известковых и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 38—48.

Касимов Н. С., Проскуряков Ю. В. Биогеохимический фон степных ландшафтов // Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды / Под ред. М. А. Глазовской, Н. С. Касимова. М., 1989. С. 165—174.

Манаков К. Н. Элементы биологического круговорота на Полярном Севере. Л., 1970. 159 с.

Парибок Т. А., Алексеева-Попова Н. В. Микроэлементы в растениях тундры (район Воркуты) // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 1. С. 28—29.

Петрунина Н. С. Морфолого-анатомические особенности растений, произрастающих на почвах, обогащенных тяжелыми металлами // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 142—148.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. Л., 1965. 253 с.

Скарлыгина-Уфимцева М. Д., Опекунова М. Г. Особенности поглощения тяжелых металлов растениями Южно-Уральского субрегиона биосферы. Л., 1985. 50 с. Деп. в ВИНИТИ 26.08.85, № 6322—В85.

Alexeeva-Popova N. V., Igoshina T. I., Drosdova I. V. Metal distribution in the arctic ecosystems of the Chukotka Peninsula, Russia // Sci. Total. Environ. 1995. N 160/161. P. 643—652.

Bradley R., Burt A. J., Read D. J. The biology of mycorrhizal infection in the *Ericaceae* VIII. The role of micorrhizal infection in heavy metal tolerance // New Phytol. 1982. Vol. 91. N 2. P. 197—209.

Ernst W. Schwermetallresistenz und Mineralstoffhaushalt // Forschungsber. des Landes Nordhein-Westfalen. 1972. Bd 2251. N 1. S. 10—38.

Kinzel H. Pflanzenokology und Mineralstoffwechsel. Stuttgart, 1982. 534 S.

Kinzel H. Beitrag zur Charakterisierung und Veranschaulichung eines taxonspezifischen (physiotipischen) Mineralstoffwechsel // Flora. 1985. Bd 176. H. 1/2. S. 5—36.

Krause W. Andere Bodenspezialisten // Handb. Pflanzenphys. 1958. Bd 4. S. 755—806.

Kruckeberg A. R. The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils // Ecology. 1954. Vol. 35. N 2. P. 267—275.

Miller P. M. Physiological responses of *Vaccinium vitis-idaea* to high tissue concentrations of manganese // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. N 8. P. 1643—1646.

Proctor J., Nagy L. Ultramafic rocks and their vegetation: an overview // The vegetation of ultramafic (serpentine) soils. Davis, 1992. P. 469—499.

Rebafka F. P., Schulz R., Marschner H. Erhebungsuntersuchungen zur Pflanzenverfugbarkeit von Nickel auf Boden mit hohen geogenen Nickelgehalten // Angew. Bot. 1990. Bd 64. H. 3/4. S. 317—328.

Reeves R. D. The hyperaccumulation of nickel by serpentine plants // The vegetation of ultramafic (serpentine) soils. 1992. P. 253—257.

Shaw G., Leake J. R., Baker A. J. M., Read D. J. The biology of mycorrhiza in the *Ericaceae*. XVII. The role of mycorrhizal infection in the regulation of iron uptake by ericaceous plants // New Phytol. 1990. Vol. 115. N 2. P. 251—258.

Uren N. G. Forms, reactions and availability of nickel in soils // Adv. Agron. 1992. Vol. 48. P. 141—203.

Wallace A., Wallace G. A. Cation-anion uptake balance and proton efflux in plant efficiency for iron // J. Plant Nutr. 1984. Vol. 7. N 1-5. P. 847—852.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 XII 1997

SUMMARY

The data on mineral contents of plants of the families *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* growing on the ultrabasic and acid rocks of Southern Chukotka are given. The taxonomic and ecological factors influence on the mineral exchange of plants on serpentines is considered. The assumption is stated, that the basis of stability of plants of the families *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* is their ability to limit the absorption of excess concentration ions contained in serpentine soils.

УДК 581.524.12

© А. Г. Боголюбов

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСКАЗАНИЯ ИСХОДОВ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ И ИХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПРОВЕРКА.
II. ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ, РАЗВИТИЕ, МОДЕЛЬ

A. G. BOGOLIUBOV. THEORETICAL PREDICTIONS AND EXPERIMENTAL TEST OF THE INTRASPECIFIC COMPETITIONS OUTCOMES. II. SHOOT-FORMATION, DEVELOPMENT, MODEL

Монокультуры *Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* произрастали при 2 уровнях плотности (125 и 450 экз/м^2) и 5 режимах внесения минеральных удобрений. Приведены данные о динамике среднего количества и массы побегов, массы корней, продолжительности различных фаз развития, относительных скоростей побегообразования и интенсивности кущения. Произведен дисперсионный анализ этих показателей. Показано, что скорость побегообразования лимитируется теми же ресурсами, что и скорость роста массы. Согласно полученным данным, средняя интенсивность кущения равна $(d/dt)\ln K = \nu(p,f) = p\nu_1(f) + (1-p)\nu_2(f)$, где t — время (сут), K — среднее количество побегов у одного растения, p — доля растений на вегетативной фазе развития, интенсивность прегенеративного кущения $\nu_1(f) = \max\{0;\ 0.077(f-f_0)\}$, где $f_0 = 0.12$ 1/сут — пороговая относительная скорость роста массы растений, превышение которой необходимо для инициации прегенеративного кущения; интенсивность генеративного кущения $\nu_2(f) = 0.62f$. Скорость перехода γ в генеративное состояние является функцией относительной скорости роста: $\gamma(f) = \max\{0;\ 1,14(f-f_d)\}$, где $f_d = 8.8 \cdot 10^{-2}$ 1/сут — пороговая величина относительной скорости роста, превышение которой необходимо для выхода в трубку. В эксперименте зафиксирована дифференциация масс растений, находящихся в конкретный момент времени на разных фазах развития. Растения, которые к данному моменту времени опередили своих конкурентов в развитии, в среднем уступали им по массе и количеству побегов.

Ключевые слова: внутривидовая конкуренция, скорость роста, побегообразование, развитие, математическая модель.

Характеристики математической теории трофической конкуренции (Абросов, Боголюбов, 1988) оставляют в стороне рассмотрение взаимного влияния архитектоники и развития растений на исходы конкуренции. Только соображения, выходящие за пределы этой теории, обозначают связь процессов конкуренции и побегообразования. Структура побегов играет решающую роль в архитектонике жизненных форм (Серебрякова, 1971). Поэтому, исследуя образование побегов при конкурентных взаимодействиях, сопоставляя его с процессами роста и развития, мы, по-видимому, сможем приблизиться к разрешению проблем влияния архитектоники растений на исходы конкуренции и устремиться к оценке адаптивного значения жизненных форм. К вопросу, какими морфологическими характеристиками должны обладать растения, вытесняющие при заданных физико-химических условиях своих конкурентов, не остались равнодушными ни Л. Г. Раменский (1938), ни J. P. Grime (1979). Теоретические поиски ответа на этот вопрос (Tilman, 1988), равно как непосредственное отражение модулярности строения растений в популяционных исследованиях (Заугольнова и др., 1989), необходимы для развития понимания динамики и структуры растительных сообществ.

В данной работе преследуется цель увязать динамику образования побегов с процессами развития и роста в условиях внутривидовой конкуренции растений. Основное внимание было сосредоточено на следующих вопросах: 1) лимитируются ли скорости побегообразования растений теми же ресурсами, что и скорость роста их массы; 2) в какой мере скорости побегообразования растений зависят от фаз их развития; 3) можно ли скорости прохождения фаз развития поставить в соответствие с плотностными и трофическими условиями произрастания растений.

Побегообразование, в частности у луговых злаков, приурочено к разным фазам жизненного цикла материнских побегов: одни побеги начинают куститься в вегетативной фазе, другие переходят к кущению только после образования цветоносной соломины, третьи — когда сами образуют соцветие (Серебрякова, 1971). В данной работе будет показано, что скорость побегообразования может быть выражена как функция относительной скорости роста; прегенеративное кущение и кущение на генеративных фазах могут по-разному зависеть от относительной скорости роста; наконец, скорость перехода из вегетативного состояния в генеративное также зависит от относительной скорости роста.

Материал и методика

Объект. Факторы. Сроки наблюдений. Эксперимент проводили в вегетационном домике с монокультурами *Lolium multiflorum* Lam. var. *westerwoldicum* Wittm. Было выбрано 2 уровня плотности монокультур $N_1 = 125$ и $N_2 = 450$ экз/м^2 (плотностной фактор) и 5 режимов поступления KH_2PO_4, $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ (трофический фактор R), обозначаемые $R_1, ... R_5$. Минеральные удобрения вносили одновременно во все монокультуры 1 раз в 6 сут, начиная с 1-го дня проведения эксперимента (табл. 1). В начале эксперимента проростки на стадии 2 листьев размещались в контейнере с песком в соответствии с выбранным уровнем плотности монокультуры. Отметку фаз развития и подсчет числа побегов кущения у растений проводили на 7 ($t_1 = 7$), 12 (t_2), 17 (t_3), 20 (t_4), 23 (t_5), 30 (t_6) и 35-е (t_7) сут эксперимента. Фиксацию массы производили на 12, 24 и 35-е сут. Подробности проведения эксперимента описаны ранее (Боголюбов, 1993).

Обозначения. Статистики. Вариант опыта с плотностью N_i, режимом питания R_j и соответствующая ему монокультура обозначались (N_i, R_j). Растениям из монокультуры (N_i, R_j) присваивался некоторый номер r. Соответственно будем говорить о конкретном экземпляре (i, j, r). Если x_{ijr} — некоторая характеристика, однократно наблюдавшаяся у r-го экземпляра в монокультуре (N_i, R_j), то среднее значение x_{ij*} этой характеристики вычисляли как $x_{ij*} = (1/n_{ij}) \sum_{r=1}^{n_{ij}} x_{ijr}$, где n_{ij} — число растений монокультуры (i, j), у которых измеряли эту характеристику. В таблицах, содержащих средние значения измеренных характеристик, приводятся стандартные ошибки средних. Вычисляли все статистики, необходимые для дисперсионного анализа по полной двухфакторной схеме с 2 уровнями плотностного фактора N и 5 уровнями трофического фактора R.

Развитие. Под фазой развития растения понимали фазу наиболее продвинутого побега. Фазу 1 (вегетативную) отмечали от исходного состояния проростков с 2 листами до момента выхода в трубку, фазу 2 — с момента выхода в трубку до появления первого колоса, фазу 3 (колошение) — с момента появления первого колоса до открывания первых цветков, фазу 4 (цветение) — с момента открывания первых цветков до первых признаков молочной спелости, фаза 5 — плодоношение.

ТАБЛИЦА 1

Варианты (R) внесения минеральных удобрений (1 раз в 6 сут)

Соль	Количество удобрений, г				
	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	2.0	2.0	2.0	2.0	—
$KH_2 \cdot PO_4$	0.5	1.0	—	—	—
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.5	—	1.0	—	—

Обозначим $\tau_{ijr}^{1;l}$ — время первого, а $\tau_{ijr}^{2;l}$ — время последнего наблюдения l-й фазы у r-го растения, произраставшего в монокультуре (N_i, R_j). Оценкой времени инициации $T_{ijr}^{1;l}$ l-й фазы служило среднее между последней отметкой предыдущей фазы и первой отметкой данной:

$\mathrm{T}_{ijr}^{1;l} = \tau_{ijr}^{1;l} + \tau_{ijr}^{2;(l-1)} / 2$. Для фазы 1 время $\tau_{ijr}^{2;0}$ последнего наблюдения предыдущей фазы не определено в силу условий эксперимента. Поэтому время $\tau_{ijr}^{2;0}$ относили ко времени начала эксперимента: $\tau_{ijr}^{2;0} = 0$. Оценкой времени $\mathrm{T}_{ijr}^{2;l}$ завершения фазы l служило среднее между последним наблюдением этой фазы и первым наблюдением следующей (l + 1)-й фазы: $\mathrm{T}_{ijr}^{2;l} = (\tau_{ijr}^{1;(l+1)} + \tau_{ijr}^{2;l}) / 2$. Продолжительность θ_{ijr}^{l} фазы l оценивали как разность:

$$\theta_{ijr}^{l} = \mathrm{T}_{ijr}^{2;l} - \mathrm{T}_{ijr}^{2;l} \ . \qquad (1)$$

Если в момент последнего наблюдения эксперимента (t_7 = 35 сут) растение находилось на l-фазе, то время инициации следующей стадии для данного растения не могло быть определено. В этом случае $\mathrm{T}_{ijr}^{2;l}$ = 35 сут и продолжительность θ_{ijr}^{l} именно этой l-й фазы, на которой завершило свое развитие данное растение, не является оценкой продолжительности всей l-й фазы у экземпляра (i, j, r). Но можно говорить, что в условиях эксперимента оно находилось на l-й фазе время, равное θ_{ijr}^{l}. Корректность оценки (1) подтверждается тем, что $\sum_{l=1}^{5} \theta_{ijr}^{l} = 35$ равна продолжительности эксперимента.

Побегообразование. Обозначим $K_{ijr}^{1;l}$ число побегов растений (i, j, r) в момент первого наблюдения фазы l, а $K_{ijr}^{2;l}$ — в момент последнего наблюдения этой фазы. Число побегов $H_{ijr}^{1;l}$ в момент инициации фазы l оценивалось как среднее между числом побегов $K_{ijr}^{1;l}$ при первой отметке этой фазы и количеством побегов $K_{ijr}^{2;(l-1)}$ при последней отметке предыдущей фазы: $H_{ijr}^{1;l} = (K_{ijr}^{1;l} + K_{ijr}^{2;(l-1)})/2$. Аналогично оценивалось число $H_{ijr}^{2;l} = (K_{ijr}^{2;l} + K_{ijr}^{1;(l+1)})/2$ побегов отдельного растения в момент завершения фазы l. Если растение за время эксперимента успевало достигнуть фазы (l + 1), то число побегов в конце фазы l совпадало с таковым в момент инициации фазы (l + 1): $H_{ijr}^{2;l} = H_{ijr}^{1;(l+1)}$. Если на 35-е сут эксперимента растение находилось на l-й фазе, то число побегов $H_{ijr}^{1;(l+1)}$ в момент инициации следующей фазы (l + 1) не могло быть определено. Поэтому величина $H_{ijr}^{2;l}$ принималась равной числу побегов у данного растения на 35-е сут. Относительная скорость побегообразования Φ_{ijr}^{l} растения (i, j, r) за период фазы l оценивали по формуле

$$\Phi_{ijr}^{l} = (1/\theta_{ijr}^{l}) \ln [H_{ijr}^{2;l}/H_{ijr}^{1;l}]. \qquad (2)$$

Пример. На рис. 1 показано прохождение фаз развития и динамика количества побегов у 7-го экземпляра, произраставшего при плотности N = 125 экз/м^2 и режиме питания R_5. У данного экземпляра колошение впервые отмечалось на 20-е сут ($\tau_{1;5;7}^{1;3} = 20$), а в последний раз — на 23-и сут ($\tau_{1;5;7}^{2;3} = 23$). В эти сроки растение имело 7 и 9 побегов соответственно. Поэтому $K_{1;5;7}^{1;3} = 7$, $K_{1;5;7}^{2;3} = 9$. В момент последнего наблюдения фазы 2 на 17-е сут ($\tau_{1;5;7}^{2;2} = 17$) этот экземпляр имел 5 побегов ($K_{1;5;7}^{2;2} = 5$), а при первом наблюдении цветения на 30-е сут — 12 побегов. Поэтому $\tau_{1;5;7}^{1;4} = 30$ сут, $K_{1;5;7}^{1;4} = 12$. Срок начала колошения $\mathrm{T}_{1;5;7}^{1;3} = (20 + + 17)/2 = 18.5$ сут, а срок окончания колошения $\mathrm{T}_{1;5;7}^{2;3} = (30 + 23)/2 = 26.5$ сут. Отсюда продолжительность колошения по формуле (1) равнялась $\theta_{1;5;7}^{3} = 26.5 - 18.5 = 8.0$ сут. Оценка числа побегов в момент инициации колошения $\mathrm{T}_{1;5;7}^{1;3}$ рав-

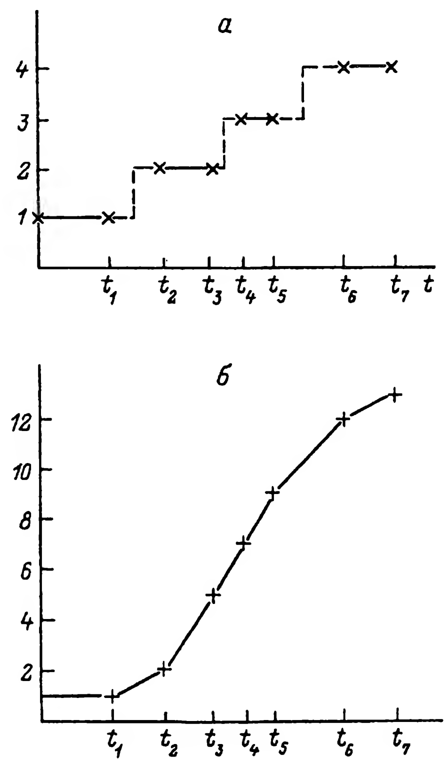


Рис. 1. Динамика фаз развития (a) и количества побегов ($б$) у 7-го экземпляра *Lolium multiflorum*, произраставшего при плотности N_1 и режиме обработки R_5.

По осям абсцисс — сроки наблюдений; по осям ординат: a — номера фаз (объяснение в тексте), $б$ — число побегов.

нялась $H^{1;\,3}_{1;\,5;\,7} = (7 + 5)/2 = 6$, а в момент завершения колошения — $H^{2;\,3}_{1;\,5;\,7} = (12 + 9)/2 = 10.5$. Согласно формуле (2) относительная скорость побегообразования за весь период колошения равнялась $\Phi^{3}_{1;\,5;\,7} = (1/8)\ln(10.5/6) = 7 \cdot 10^{-2}$ 1/сут.

Обратимся к оценке относительной скорости побегообразования, соотнесенной не с продолжительностью фазы развития, а с конкретным временем наблюдения t_m, где $m = 1, 2, \ldots 7$. Обозначим $K_{ijr}(t_m)$ — число побегов, отмеченное у растения (i, j, r) в момент t_m. Пусть t'_m — середина временного интервала (t_{m-1}, t_m). Оценкой числа побегов r-го растения из монокультуры (N_i, R_j) в момент времени t'_m служило среднее $(K_{ijr}(t_{m-1}) + K_{ijr}(t_m))/2$. Тогда относительную скорость побегообразования $\varphi_{ijr}(t_m)$ у растения (i, j, r) в момент времени t_m вычисляли по формуле

$$\varphi_{ijr}(t_m) = \frac{\ln\,[K_{ijr}(t_{m+1}) + K_{ijr}(t_m)] - \ln\,[K_{ijr}(t_m) + K_{ijr}(t_{m-1})]}{t'_{m+1} - t'_m}. \qquad (3)$$

В силу ограниченной продолжительности эксперимента при $m = 7$ ($t_7 = 35$ сут) величину t_8' полагали равной 35 сут, а число побегов в момент времени t_8 — равным $K_{ijr}(35)$. Например, для экземпляра (1, 5, 7) относительная скорость побегообразования на 23-и сут эксперимента $\varphi_{1,5,7}(23) = [\ln(12 + 9) - \ln(9 + 7)]/(26.5 - 21.5) = 0.054$ 1/сут.

Интенсивность кущения. Пусть $K_{ij*}(t)$ — среднее число побегов кущения у одного растения в монокультуре (N_i, R_j) в момент времени t. Интенсивность кущения $\nu_{ij}(t)$ понимали как относительную скорость изменений среднего числа побегов отдельного растения $K_{ij*}(t)$ в монокультуре (N_i, R_j):

$$\nu_{ij}(t) = (1/\Delta t)\ln\,[K_{ij*}(t + \Delta t)/K_{ij*}(t)]. \qquad (4)$$

Оценки (2), (3) относительных скоростей побегообразования и интенсивности кущения (4) аналогичны формуле, обычно используемой для оценки относительной скорости роста (Fisher, 1946 : 27).

Спектры фаз развития. Обозначим $p^l_{ij}(t)$ долю растений монокультуры (N_i, R_j), находящихся в момент времени t на l-й фазе развития. Спектр фаз $F_{ij}(t)$ монокультуры варианта (N_i, R_j) записывается как $F_{ij} = (p^1_{ij}, p^2_{ij}, p^3_{ij}, p^4_{ij}, p^5_{ij})$. Выполняется условие нормировки: $\sum\limits_{l=1}^{5} p^l_{ij} = 1$. Для сравнения спектров фенофаз использовали критерий однородности хи-квадрат.

Результаты

Численность и количество побегов. Динамика K_{ij*} среднего числа побегов кущения отдельных растений в различных экспериментальных условиях (N_i, R_j) представлена на рис. 2 и в табл. 2. Во все сроки наблюдений выявлены высокозначимые главные и неаддитивные эффекты плотностного и трофического факторов на среднее число побегов (табл. 3). Динамика среднего числа побегов аналогична динамике средней массы всех побегов отдельных растений. У монокультур *L. multiflorum* при достаточно широком диапазоне варьирования контролируемых температур отмечалась (Hill et al., 1985) неизменность соотношения этих показателей.

В качестве оценки численности побегов кущения в монокультуре (N_i, R_j) принималась величина $Y_{ij} = N_i K_{ij*}$ экз/м², равная числу всех побегов кущения на единицу площади. Оценка дисперсии численности побегов равнялась $\sigma^2_{ij} = N^2_i s^2_{ij}$, где s^2_{ij} — несмещенная оценка дисперсии числа побегов. Если биомасса $X_{ij} = N_i w_{ij*}$ (г/м²) монокультуры (N_i, R_j), где w_{ij*} — средняя масса отдельных растений, к 35-м сут определялась трофическими условиями произрастания и не зависела от плотности (Боголюбов, 1993), то численность побегов, как и на ранних стадиях, была достоверно выше в монокультурах с высокой плотностью (табл. 3). В то же время прослеживается тенденция к выравниванию численности побегов в вариантах

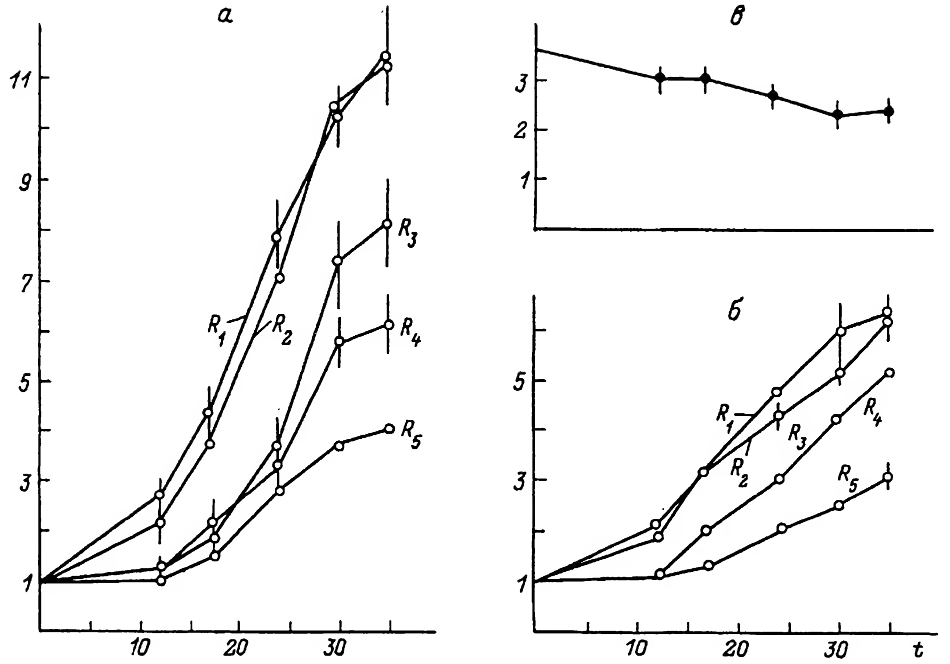


Рис. 2. Динамика среднего числа побегов отдельного растения в монокультурах разной плотности.

Плотность: *а* — N_1 = 125 экз/м^2, *б* — N_2 = 450 экз/м^2; *в* — отношение *d*; R_1...R_5 — режимы обработки. По осям абсцисс — время наблюдений, сут; по осям ординат: *а, б* — число побегов.

ТАБЛИЦА 2

Число побегов растений на 12, 23 и 35-е сут эксперимента

Вариант		Сутки					
N_i, экз/м^2	R_j	12-е		23-и		35-е	
		K_{ij*}	n	K_{ij*}	n	K_{ij*}	n
N_1 = 125	R_1	2.7 ± 0.11	40	7.8 ± 0.29	39	11.5 ± 1.17	20
	R_2	2.2 ± 0.10	40	7.0 ± 0.31	40	11.4 ± 0.78	20
	R_3	1.3 ± 0.08	40	3.3 ± 0.16	40	6.6 ± 0.53	20
	R_4	1.1 ± 0.07	40	3.6 ± 0.25	40	8.1 ± 0.86	20
	R_5	1.0 ± 0.00	40	2.8 ± 0.16	40	3.9 ± 0.15	20
N_2 = 450	R_1	2.1 ± 0.05	144	4.3 ± 0.16	84	6.2 ± 0.36	42
	R_2	1.9 ± 0.06	144	4.8 ± 0.15	84	6.3 ± 0.46	42
	R_3	1.1 ± 0.03	144	3.0 ± 0.13	84	5.3 ± 0.34	42
	R_4	1.0 ± 0.02	144	3.0 ± 0.14	84	5.5 ± 0.32	42
	R_5	1.0 ± 0.01	144	2.0 ± 0.11	84	3.2 ± 0.21	42

Примечание (к табл. 2, 8). n — число наблюдений.

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ среднего числа побегов на 12, 23 и 35-е сутки наблюдений

Источник дисперсии	Сутки								
	12-е			23-и			35-е		
	SS	λ	*F*	*SS*	λ	*F*	*SS*	λ	*F*
N	5	1	22***	303	1	162***	202	1	29***
R	198	4	213***	1222	4	164***	1128	4	41***
N×*R*	6	4	26***	368	4	49***	242	4	9***
Ошибки	211	910		1136	609		2085	300	

Примечание к табл. 3, 5, 9, 10. *SS* — сумма квадратов, λ — число степеней свободы, *F* — критерий Фишера. *** — различия, значимые на 0.1 %-ном уровне.

с различной плотностью и одинаковым режимом обработки R_j. Среднее отношение $d = (1/5) \sum_j (N_2 K_{2j*}/N_1 K_{1j*})$ систематически убывает от 3.6 в начале эксперимента до 2.5 ± 0.23 (n = 5) в конце (рис. 2, *в*).

Благодаря множественным сравнениям (Шеффе, 1980) среднего числа побегов $K_{*j*} = (K_{1j*} + K_{2j*})/2$ и численности побегов монокультуры $Y_{*j} = (N_1 K_{1j*} + N_2 K_{2j*})/2$ на 5 %-ном уровне значимости убеждаемся в справедливости следующих соотношений на финальной стадии эксперимента: $K_{*1*} = K_{*2*} > K_{*3*} = K_{*4*} > K_{*5*}$, $Y_{*1} = Y_{*2} > Y_{*3} = Y_{*4} > Y_{*5}$. Такие же соотношения, которые в дальнейшем будем условно обозначать как

$$R_1 \sim R_2 > R_3 \sim R_4 > R_5, \qquad (5)$$

были справедливы для биомасс монокультур и средних масс отдельных растений (Боголюбов, 1993). Соотношения (5) проявились уже к 23-м сут. На 12-е сут они еще не до конца обозначились и было справедливо неравенство:

$$R_1 \sim R_2 > R_3 \sim R_4 \sim R_5, \qquad (6)$$

По-видимому, это можно объяснить более поздней активизацией побегообразования при обедненных трофических условиях (рис. 2). На основании соотношения (5) для средних масс растений делалось заключение (Боголюбов, 1993), что увеличение массы отдельных растений, произраставших при режимах внесения элементов минерального питания R_1, R_2 и R_5, лимитировалось одним элементом, а при режимах R_3 и R_4 — другим.

Соотношения (5) были установлены для средних масс растений w_{ij*}, биомасс монокультур X_{ij}, числа побегов K_{ij*} и численности побегов Y_{ij}. Этому сходству, по-видимому, можно дать два объяснения. Первое: в экспериментальных условиях образование побегов и увеличение массы растения лимитировались одними и теми же элементами минерального питания. Второе: масса растения всегда пропорциональна количеству его побегов, и природа этой связи лежит за пределами взаимоотношений растений. Иными словами, коэффициент пропорциональности между массой и количеством побегов растения не зависит от плотности монокультуры и трофических условий ее произрастания.

Данные, представленные на рис. 3, *а*, не позволяют сделать выбор между этими двумя предположениями. Данные рис. 3, *б*, на котором приведено соответствие между биомассами монокультур X_{ij} и численностью их побегов Y_{ij} разбиваются на 2 множества. Одно из них соответствует монокультурам с низкой плотностью, второе — с высокой. На рис. 3, *б* можно наблюдать понижение коэффициента пропорциональности между биомассой и численностью побегов при повышении плотности

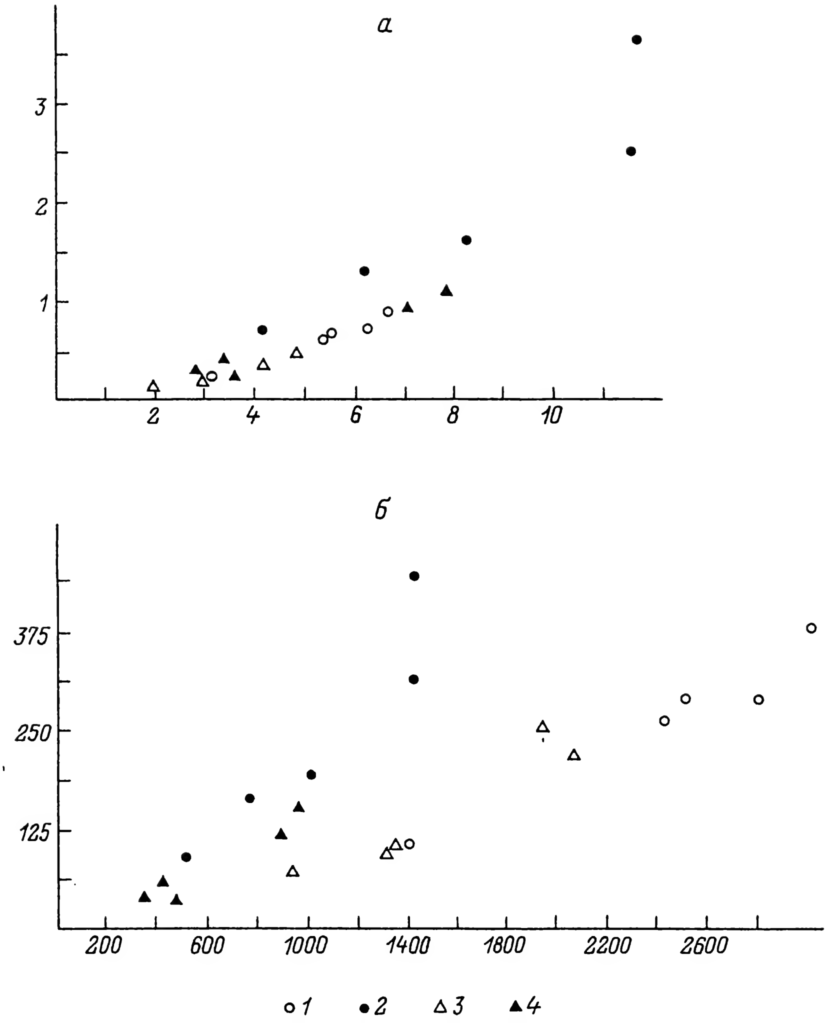


Рис. 3. Зависимости между средним числом побегов и средней массой одного растения (*а*) и монокультуры (*б*).

Данные: *1* — на 35-е сут при плотности $N = 450$ экз/м², *2* — на 35-е сут при $N = 125$ экз/м², *3* — на 24-е сут при $N = 450$ экз/м², *4* — на 24-е сут при $N = 125$ экз/м². По осям абсцисс: *а* — число побегов растения K_{ij*}, *б* — численность побегов Y_{ij}, экз/м². По осям ординат: *а* — средняя масса одного растения W_{ij*}, г; *б* — биомасса монокультуры X_{ij*}, г/м².

монокультуры. Покажем, что понижение этого коэффициента пропорциональности объясняется уменьшением средней массы одного побега. Обозначим w_{ijr} общую массу r-го растения в монокультуре (N_i, R_j), а z_{ijr} и u_{ijr} массу его побегов и корней соответственно. Ясно, что $w_{ijr} = z_{ijr} + u_{ijr}$. Массу побегов можно представить в виде произведения числа побегов K_{ijr} этого растения на среднюю массу 1 побега v_{ijr}. Тем самым $w_{ijr} = v_{ijr} K_{ijr} + u_{ijr}$. Следовательно, для каждой монокультуры (N_i, R_j) зависимость между средней массой растения w_{ij*} и средним числом побегов K_{ij*} можно представить в следующем виде:

$$w_{ij*} = v_{ij*}K_{ij*} + u_{ij*} + c_{ij}, \tag{7}$$

где $c_{ij} = (1/n_{ij}) \sum_{r=1}^{n_{ij}} (K_{ijr} - K_{ij*})\,(v_{ijr} - v_{ij*})$ — ковариация между числом побегов и средней массой 1 побега у растений монокультуры (N_i, R_j). Оценкой средней массы 1 побега

ТАБЛИЦА 4

Масса корней, одного и всех побегов растения на 35-е сут эксперимента

Вариант		Число наблюдений	Масса, г		
N_i, экз/м^2	R_j		всех побегов	корней	1 побега
$N_1 = 125$	R_1	20	2.26 ± 0.22	1.32 ± 0.22	0.19 ± 0.01
	R_2	20	1.84 ± 0.15	0.66 ± 0.09	0.16 ± 0.02
	R_3	20	0.84 ± 0.11	0.44 ± 0.11	0.13 ± 0.02
	R_4	20	0.99 ± 0.10	0.58 ± 0.11	0.13 ± 0.01
	R_5	20	0.35±0.03	0.32 ± 0.05	0.09 ± 0.01
$N_2 = 450$	R_1	32	0.43 ± 0.30	0.23 ± 0.04	0.07 ± 0.01
	R_2	32	0.59 ± 0.04	0.24 ± 0.03	0.10 ± 0.01
	R_3	33	0.44 ± 0.04	0.14 ± 0.03	0.09 ± 0.01
	R_4	36	0.46 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.09 ± 0.01
	R_5	39	0.14 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.05 ± 0.00

служила величина $v_{ijr} = z_{ijr}/K_{ijr}$. Оценка биомассы $X_{ij} = N_i w_{ij*}$ связана с численностью побегов монокультуры $Y_{ij} = N_i K_{ij*}$ следующим соотношением:

$$X_{ij} = v_{ij*} Y_{ij} + N_i v_{ij} + N_i c_{ij}. \qquad (8)$$

Согласно формулам (7) и (8) средняя масса одного побега v_{ij*} является искомым коэффициентом пропорциональности между массой и числом побегов растения. Далее будет показано, что в монокультурах с высокой плотностью N_2 происходит понижение средней массы 1 побега v_{ij*} по сравнению с монокультурами с низкой плотностью N_1, что хорошо согласуется с рис. 3, *б*. Тем самым аллометрическая интерпретация коэффициентов в возможных регрессионных зависимостях $w(K)$ или $X(Y)$ была отвергнута. Кроме того, для величин v_{*j*} справедливо соотношение (5), на основании которого было принято первое предположение об одинаковых лимитирующих факторах для скорости образования побегов и скорости роста всей массы растения.

Масса побегов и корней. В начальный момент эксперимента средняя масса побегов одного растения равнялась 2.9 ± 0.5 мг (n = 8), корней — 4.8 ± 0.7 мг; через 12 сут масса побегов уравнивалась с массой корней и в дальнейшем систематически ее превышала во всех вариантах опыта. Плотностной (N) и трофический (R) факторы оказали высокозначимое воздействие на средние массы корней (u_{ij*}), одного побега (v_{ij*}) и всех побегов (z_{ij*}) растений (табл. 5). В монокультурах с низкой плотностью средняя масса корней растений, одного побега и всех побегов растения превышали

ТАБЛИЦА 5

Дисперсионный анализ массы корней (u), одного (v) и всех побегов (z) на 35-е сут

Источник дисперсии	Все побеги			Корни			1 побег		
	SS	λ	F	SS	λ	F	SS	λ	F
N	45	1	284***	15.3	1	115***	0.22	1	120***
R	226	4	354***	9.9	4	19***	0.12	4	17***
$N \times R$	81	4	126***	6.2	4	12***	0.06	4	9***
Ошибки	43	267		35.4	267		0.05	267	

оценки этих же показателей растений в монокультурах с высокой плотностью. На основе данных табл. 4 методом множественных сравнений (Шеффе, 1980) убедились, что на 35-е сут эксперимента между средней массой 1 побега $v_{*j*} = (v_{1j*} + v_{2j*})/2$ и всех побегов растения $z_{*j*} = (z_{1j*} + z_{2j*})/2$ установилось соотношение (5). Но для масс корней u_{*j*} формально справедливо соотношение (6). Вместе с тем средние массы корней (табл. 4) близки к соотношению (5). По-видимому, ошибки измерения массы корней затушевали соотношение (5) для u_{ij*}. Например, относительная ошибка средней массы корней в монокультуре (N_1, R_3) достигала 25 %. Для нас главное, что средние массы отдельных побегов v_{ij*} были значительно ниже в монокультурах с высокой плотностью N_2 по сравнению с монокультурами плотности N_1. Согласно (8) это поясняет понижение коэффициента пропорциональности в зависимости биомассы X от численности побегов Y при увеличении плотности монокультуры N (рис. 3, *б*). Тем самым сходство в динамике показателей w_{ij*} и K_{ij*} наиболее удовлетворительно объясняется лимитированием одними и теми же ресурсами скорости роста всей массы растений и скорости образования побегов. Мы можем также полагать (табл. 4), что этими же ресурсами лимитируется рост массы как отдельного, так и всех побегов растений.

Спектры фаз развития. Сравнения спектров фаз развития растений по критерию хи-квадрат (табл. 6) позволили для каждого срока наблюдений разбить спектры фаз на однородные совокупности. Необходимые обозначения указаны в разделе методики. Спектры из одной совокупности незначимо отличались друг от друга. Между этими совокупностями фиксировались значимые на 5 %-ном уровне различия. В табл. 7 приведены средние доли (%) растений каждой фазы развития в каждой из выделенных однородных совокупностей. Наиболее ярко дифференциация спектров фаз проявилась на раннем этапе эксперимента. На 12-е сут эксперимента эти спектры разбивались на 3 множества: первое — F_{11}, F_{12}, F_{21}, F_{22}; второе — F_{13}, F_{14}, F_{23}, F_{24};

ТАБЛИЦА 6

Сравнения спектров фаз развития в различные сроки наблюдений

Сутки	№ п/п	Гипотеза	n	λ	χ^2
12-е	1	$F_{11}=F_{12}=F_{13}=F_{14}=F_{21}=F_{22}=F_{23}=F_{24}$	460	14	76.3**
	2	$F_{11}=F_{12}=F_{21}=F_{22}$	223	7	8.7
	3	$F_{13}=F_{14}=F_{23}=F_{24}$	237	6	8.8
	4	$F_{13}=F_{14}=F_{15}=F_{23}=F_{24}=F_{25}$	355	10	24.4**
	5	$F_{15}=F_{25}$	118	3	2.2
17-е	6	$F_{11}=F_{12}=F_{13}=F_{14}=F_{21}=F_{22}=F_{23}=F_{24}$	434	18	75.5**
	7	$F_{11}=F_{12}=F_{21}=F_{22}$	223	14	19.2
	8	$F_{13}=F_{14}=F_{15}=F_{23}=F_{24}=F_{25}$	267	16	27.2**
	9	$F_{13}=F_{14}=F_{15}=F_{23}=F_{24}$	460	14	76.3**
	10	$F_{15}=F_{25}$	56	2	8.7*
23-и	11	Все равны	571	57	103.1**
	12	$F_{12}=F_{21}=F_{13}=F_{14}=F_{15}=F_{22}=F_{23}=F_{24}=F_{25}$	532	51	64.8
30-е	13	Все равны	277	36	39.5
35-е	14		277	27	56.7**
	15	$F_{11}=F_{12}=F_{13}=F_{14}=F_{15}=F_{23}=F_{24}=F_{25}$	208	14	14.7
	16	$F_{21}=F_{22}$	69	3	0.1

Примечание. Гипотеза отвергается: * — на 5 %-ном уровне значимости, ** — на 1 %-ном уровне; в остальных случаях гипотеза принимается.

ТАБЛИЦА 7

Спектры фаз развития

Сутки	Множество спектров	p^1	p^2	p^3	p^4	p^5
12-е	$\{F_{11}, F_{12}, F_{21}, F_{22}\}$	8.5	91.5	0.0	0.0	0.0
	$\{F_{13}, F_{14}, F_{23}, F_{24}\}$	40.1	59.9	0.0	0.0	0.0
	$\{F_{15}, F_{25}\}$	61.0	39.0	0.0	0.0	0.0
17-е	$\{F_{11}, F_{12}, F_{21}, F_{22}\}$	1.3	64.1	34.5	0.0	0.0
	$\{F_{13}, F_{14}, F_{23}, F_{24}, F_{15}\}$	19.4	60.8	19.4	0.0	0.0
	$\{F_{25}\}$	38.9	44.4	16.7	0.0	0.0
23-е	$\{F_{11}\}$	0.0	35.0	35.0	30.0	0.0
	Все остальные	1.5	45.5	49.2	3.8	0.0
30-е	Все монокультуры	0.4	16.2	33.9	48.4	1.1
35-е	$\{F_{21}, F_{22}\}$	0.0	2.9	23.2	56.5	17.4
	Все остальные	0.0	10.1	25.0	64.9	0.0

Примечание. p^k — средние доли растений, находящихся на k-й фазе развития, %.

третье — F_{15} и F_{25} (табл. 7). Значимых различий между спектрами внутри этих совокупностей не обнаружено (табл. 6, № 2, 3, 5). При одинаковом режиме поступления ресурсов монокультуры разных плотностей не отличались по спектрам фаз развития. К этому сроку были выявлены плотностные воздействия на массу (Боголюбов, 1993) и число побегов растений (табл. 3). При режимах поступления ресурсов R_1 и R_2 с добавками KH_2PO_4 растения наиболее быстро переходили в генеративную фазу, а при режиме R_5, исключавшем дополнительные добавки минеральных веществ, — наиболее медленно (табл. 7). Например, при режимах R_1 и R_2 в среднем 91.5 % растений успели выйти в трубку (табл. 7, p^2), а при режиме R_5 61.0 % растений задержались на вегетативной фазе 1 (табл. 7, p^1). Таким образом, к 12-м сут между спектрами установилось соотношение, аналогичное (5):

$$F_{11} \sim F_{12} \sim F_{21} \sim F_{22} > F_{13} \sim F_{14} \sim F_{23} \sim F_{24} > F_{15} \sim F_{25}.$$

К 17-м сут во всех вариантах часть растений заколосилась (табл. 7). Различия между спектрами, установившиеся к 12-м сут, в целом сохранились. Исключение составляли монокультуры с низкой плотностью N_1, произраставшие в обедненных трофических условиях R_5. Спектр F_{15} выравнялся со спектрами F_{13}, F_{23} и F_{14}, F_{24} монокультур, обрабатываемых по режимам R_3 и R_4. К 17-м сут имели место следующие соотношения:

$$F_{11} \sim F_{12} \sim F_{21} \sim F_{22} > F_{13} \sim F_{14} \sim F_{23} \sim F_{24} \sim F_{15} \sim F_{25}.$$

В дальнейшем спектры фаз развития не были сильно дифференцированы. На 30-е сут не отмечено значимых различий. Вместе с тем в вариантах с режимами R_1 и R_2 зафиксировано ускоренное развитие некоторых растений на 23-и и 35-е сут. Например, к 23-м сут в монокультуре (N_1, R_1) 30 % растений зацвело, в остальных монокультурах доля цветущих растений оказалась в 8 раз ниже (3.8 %). На 35-е сут при режимах R_1 и R_2 значимая часть растений в монокультурах с высокими плотностями N_2 быстрее всех перешла к созреванию.

Сравнение спектров фаз развития, зафиксированных к 12-м сут, указывает на существование зависимости скорости перехода из фазы 1 в фазу 2 от трофических условий (табл. 7). Однако анализ спектров в последующие сроки наблюдений не

ТАБЛИЦА 8

Продолжительность фаз развития, сут

Вариант		Фаза					
N_i, экз/м^2	R_j	1-я		2-я		3-я	
		θ_{ij*}	n	θ_{ij*}	n	θ_{ij*}	n
$N_1 = 125$	R_1	10.4 ± 0.38	39	10.1 ± 1.14	20	7.9 ± 0.50	16
	R_2	10.4 ± 0.34	40	9.9 ± 1.6	20	9.0 ± 1.12	17
	R_3	12.8 ± 0.64	40	10.2 ± 1.17	20	8.6 ± 1.00	11
	R_4	13.6 ± 0.76	40	11.1 ± 1.14	20	8.7 ± 0.66	13
	R_5	13.6 ± 0.55	40	9.1 ± 1.03	20	7.7 ± 0.71	13
$N_2 = 450$	R_1	9.8 ± 0.14	77	11.4 ± 1.10	37	9.0 ± 0.58	27
	R_2	10.0 ± 0.18	69	11.7 ± 1.17	32	9.4 ± 0.60	24
	R_3	13.2 ± 0.80	73	10.0 ± 0.70	33	8.3 ± 0.56	24
	R_4	12.3 ± 0.41	78	10.0 ± 0.62	36	8.3 ± 0.57	24
	R_5	14.7 ± 0.59	75	10.2 ± 0.73	39	9.5 ± 0.81	22

представил убедительных подтверждений существования плотностной и трофической детерминации скоростей прохождения генеративных фаз развития. Некоторая четкость появляется благодаря исследованию продолжительности фаз развития.

Продолжительность фаз развития. В табл. 8 приведены средние продолжительности фаз развития θ^{l}_{ij*} при различных плотностных и трофических условиях эксперимента (N_i, R_j). Оценки продолжительности фаз производились по формуле (1). Для оценки продолжительности колошения принимались во внимание только отколосившиеся растения. Согласно результатам дисперсионного анализа (табл. 9), продолжительность фазы 1 зависит от трофических условий и безразлична к плотности монокультуры. При режимах обработки R_1 и R_2 средняя продолжительность фазы 1 равнялась 10.1 ± 0.12 сут (n = 225), при режимах R_3 и R_4 — 13.0 ± 0.34 сут (n = 231), а при R_5 — 14.2 ± 0.43 сут (n = 115). Различия между этими величинами значимы по критерию Стьюдента. Таким образом, в период фазы 1 скорость вегетативного развития, понимаемая как величина, обратная продолжительности фазы $1/\theta^{1}_{ij*}$, наиболее высока в монокультурах, выращенных при режимах R_1 и R_2, и наименьшая при режиме R_5. Тем самым налицо соотношение (5), которое было установлено для предыдущих показателей.

Продолжительность фаз 2 и 3 не зависела от плотностных и трофических условий произрастания растений. Период с момента выхода в трубку до выметания первого

ТАБЛИЦА 9

Дисперсионный анализ продолжительности фаз развития, сут

Источник дисперсии	Фаза								
	1-я			2-я			3-я		
	SS	λ	*F*	*SS*	λ	*F*	*SS*	λ	*F*
N	2	1	0.1	18	1	0.5	13	1	1.2
R	1404	4	21.9***	60	4	0.4	14	4	0.3
N × *R*	9	4	1.3	121	4	0.9	29	4	0.7
Ошибки	8970	561		9198	267		1960	181	

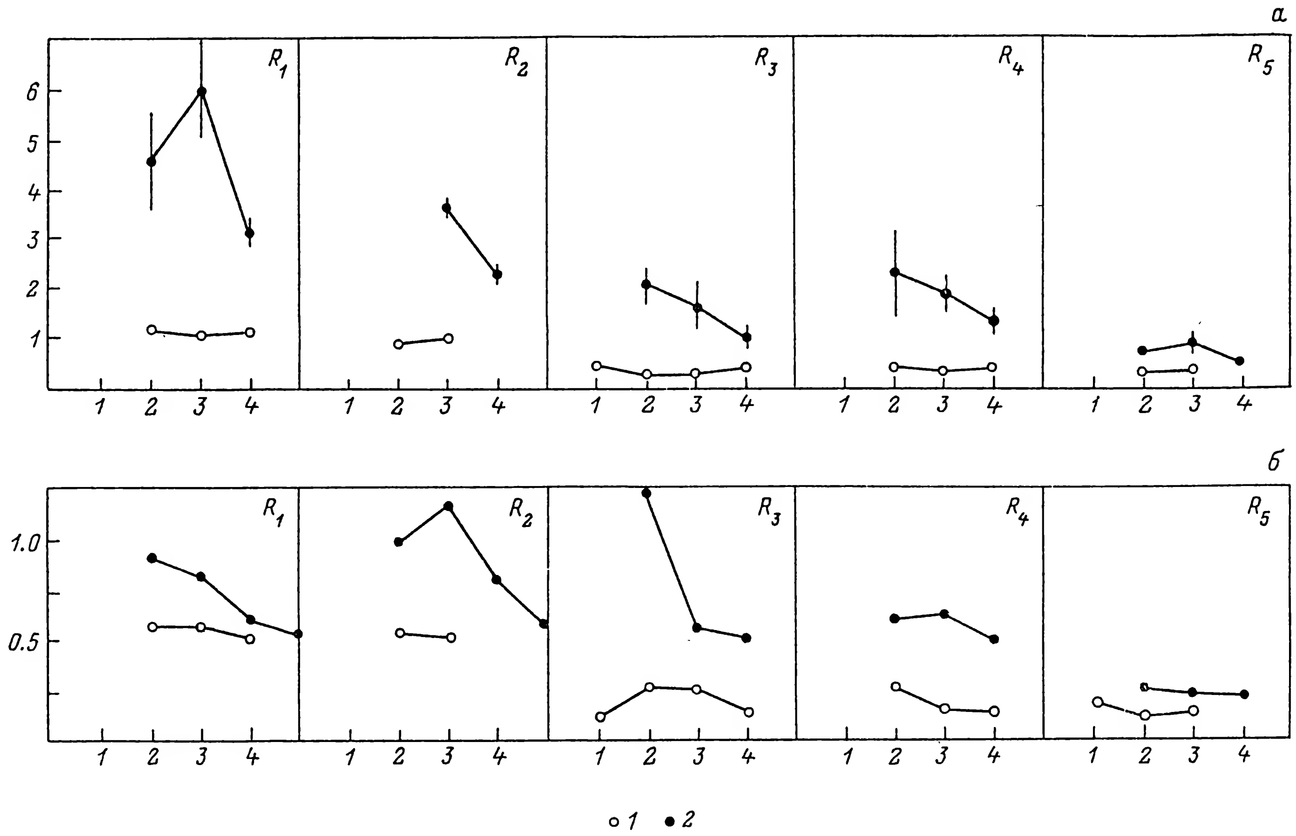


Рис. 4. Дифференциация масс растений по фазам развития во всех вариантах (N_i, R_j) на 24-е (*1*) и 35-е (*2*) сутки эксперимента.

Плотность: *а* — N_1 = 125 экз/м^2, *б* — N_2 = 450 экз/м^2; $R_1 ... R_5$ — режимы обработки. По осям абсцисс — номера фаз; по осям ординат — средняя масса растения, г.

колоса у растений во всех монокультурах в среднем занимал $\theta^2_{***} = 10.3 \pm 0.35$ сут ($n = 277$), а продолжительность колошения до открывания первых цветков составляла $\theta^3_{***} = 8.6 \pm 0.24$ сут ($n = 191$). На основе полученных данных не удается оценить среднюю продолжительность цветения (фаза 4). Однако в конце эксперимента в двух монокультурах (N_2, R_1) и (N_2, R_2) с высокой плотностью у 17 % растений был зафиксирован переход к созреванию (табл. 7). Следовательно, сохраняя осторожность, можно говорить о трофической и плотностной детерминированности продолжительности цветения у *L. multiflorum*.

Дифференциация масс растений различных фаз развития. После 12-суточной продолжительности эксперимента растения были дифференцированы по фазам развития. Значительная доля дисперсии масс растений на 35-е сут эксперимента была связана с дифференциацией растений по фазам развития. Как правило, растения, опередившие своих конкурентов в развитии, уступали им по своей массе (рис. 4). На более ранних стадиях эксперимента дифференциация масс отдельных растений по фазам развития практически не была выражена. Отметим, что число побегов растений, опередивших в развитии своих конкурентов, также оказалось ниже числа побегов у растений, задержавшихся в своем развитии. Средние массы единичных побегов у растений в различных фазах развития не выявили значительных различий друг с другом.

Скорость перехода в генеративное состояние. Обозначим $p^1_{ij}(t)$ долю растений монокультуры (N_i, R_j), находящихся в момент времени t на 1-й фазе развития. Величину $\gamma_{ij} = -(1/p^1_{ij})\,\mathrm{d}p^1_{ij}/\mathrm{d}t$ будем называть скоростью перехода в генеративное состояние в монокультуре (N_i, R_j). Последняя формула справедлива при постоянной плотности монокультуры.

Справедливость соотношения (5) для величин $1/\theta^1_{ij*}$, обратных продолжительности фазы 1 в различных условиях эксперимента, указывает на их зависимость от тех ресурсов, которые лимитируют относительную скорость роста f_{ij}. Чем меньше средняя продолжительность вегетативной фазы θ^1_{ij*}, тем выше скорость перехода в генеративную фазу γ_{ij}. Сопоставим относительную скорость перехода γ_{ij} с относительной скоростью роста массы отдельного растения f_{ij}. На рис. 5 представлены оценки этих величин для первых 12 сут эксперимента. Доля p^1_{ij} растений фазы 1 в начальный момент эксперимента равнялась 1. Поэтому оценка величин γ_{ij} производилась по формуле $\gamma_{ij} = -(1/12)\ln p^1_{ij}(12)$. Относительная скорость роста массы растений оценивалась по формуле $f_{ij} = (1/12)\ln[w_{ij*}(12)/w_{ij*}(0)]$, где $w_{ij*}(t)$ — средняя масса растений в монокультуре (N_i, R_j) в момент времени t. Средние массы растений $w_{ij}(t)$ каждой монокультуры (N_i, R_j) были взяты из предыдущей работы (Боголюбов, 1993). Коэффициент корреляции между γ_{ij} и f_{ij} равнялся 0.65 ($n = 18$). Зависимость $\gamma(f)$ скорости перехода в генеративное состояние от относительной скорости роста (рис. 5) аппроксимируется кусочно-линейной функцией

$$\gamma(f) = \max\{0;\ \alpha(f - f_d)\},$$

где безразмерный коэффициент $\alpha = 1.14$, параметр $f_d = 0.088$ 1/сут — это пороговая величина относительной скорости роста массы, превышение которой необходимо для перехода в генеративное состояние.

Относительная скорость побегообразования. Каждое растение (i, j, r) находилось на l-й фазе развития некоторое время θ^l_{ijr}. За время

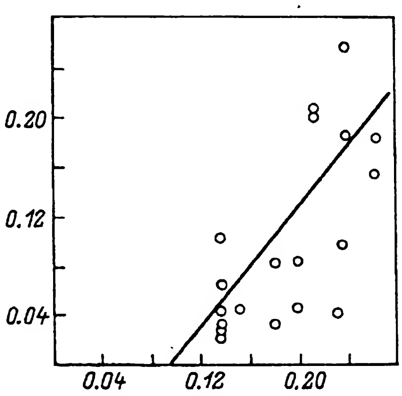


Рис. 5. Соответствие между относительной скоростью перехода в генеративную фазу γ и относительной скоростью роста f.

По оси абсцисс — f, 1/сут; по оси ординат — γ, 1/сут.

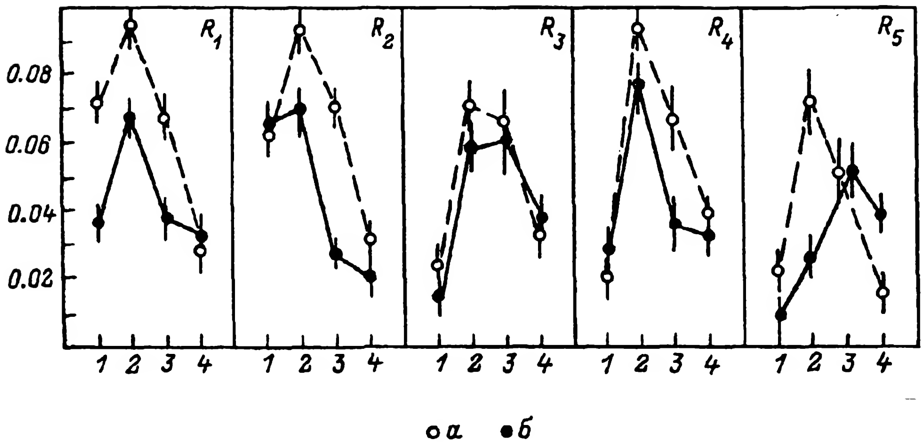


Рис. 6. Средние относительные скорости побегообразования Φ^l_{ij*} за время прохождения растениями фаз развития.

Плотность: *а* — N_1 = 125 экз/м^2, *б* — N_2 = 450 экз/м^2; $R_1...R_5$ — режимы обработки. По осям абсцисс — номера фаз, по осям ординат — Φ^l_{ij*}, 1/сут.

θ^l_{ijr} прохождения r-м растением l-й фазы в монокультуре (N_i, R_j) оценивалась относительная скорость побегообразования Φ^l_{ijr} по формуле (2). Для всех вариантов (N_i, R_j) опыта оценивались средние относительные скорости побегообразования Φ^l_{ij*} за все время прохождения растениями различных фаз развития (рис. 6). Во всех вариантах, кроме (N_2, R_5), максимум относительной скорости побегообразования приходился на фазу 2 (рис. 6). Наибольшее среднее значение показателя было отмечено при режиме внесения элементов минерального питания R_1 и низкой плотности монокультуры N_1 ($\Phi^2_{1;\,1;\,*} = 9.5 \cdot 10^{-2}$ 1/сут), что соответствовало недельному периоду удвоения среднего числа побегов у одного растения. Когда растения находились в фазе 1, оценка Φ^1_{ij*} относительной скорости побегообразования зависела исключительно от трофических условий произрастания монокультуры (табл. 10). На 2-й фазе к этой трофической обусловленности добавилось высокозначимое влияние плотности монокультуры на показатели Φ^2_{ij*}. В период колошения (фаза 3) на относительную скорость побегообразования повлияла исключительно плотность монокультуры, что выразилось в понижении Φ^3_{ij*} при увеличении плотности. Во время цветения (фаза 4) не было обнаружено значимых главных эффектов факторов N и R на изменчивость относительной скорости побегообразования Φ^4_{ij*}. Но вследствие высокозначимых неаддитивных эффектов (F = 7.84) отсутствие влияния плотностных и трофических условий произрастания монокультуры на величины Φ^4_{ij*} нельзя считать окончательно подтвержденным.

ТАБЛИЦА 10

Дисперсионный анализ относительной скорости побегообразования θ^l_{ij*}, приуроченной к различным фазам развития

Источник дисперсии	Фаза											
	1			2			3			4		
	SS	λ	*F*	*SS*	λ	*F*	*SS*	λ	*F*	*SS*	λ	*F*
N	12	1	2	361	1	36***	251	1	18***	7	1	0.9
R	1217	4	46***	475	4	12***	61	4	1	29	4	0.9
N×*R*	53	4	2	75	4	2	154	4	3*	67	4	7.8**
Ошибки	1781	267		2655	267		3289	241		1554	183	

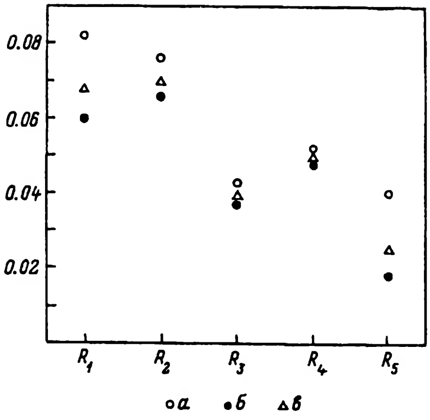


Рис. 7. Средняя относительная скорость побегообразования Φ_{ij*}, за период 1-й и 2-й фаз развития.

а — при плотности N_1 = 125 экз/м^2, *б* — при плотности N_2 = = 450 экз/м^2, *в* — среднее между ними. По оси абсцисс — режимы обработки; по оси ординат — Φ_{ij*}, 1/сут.

На первый взгляд данные, представленные на рис. 6, убеждают в существовании зависимости относительной скорости побегообразования от фаз развития. Но так ли обстоит дело в действительности? Во-первых, в монокультуре (N_2, R_5) максимум относительной скорости побегообразования приходился на фазу колошения растений, а не на предшествующий период развития, как во всех остальных монокультурах. Во-вторых, установлено, что относительная скорость побегообразования была трофически обусловлена (табл. 10). Рост, развитие и образование новых побегов у растений протекают одновременно с изменением концентраций минеральных веществ в почве, поэтому главной причиной полученной картины (рис. 6) могла оказаться трофическая обусловленность зависимости скорости побегообразования.

Относительная скорость побегообразования Φ_{ijr} за период $\theta^1_{ijr} + \theta^2_{ijr}$ прохождения растениями первых двух фаз развития оценивалась по формуле, аналогичной (2): $\Phi_{ijr} = (\ln H^{2;\,2}_{ijr})/(\theta^1_{ijr} + \theta^2_{ijr})$. Здесь учтено, что $H^{1;\,1}_{ijr} = 1$ для любого экземпляра (*i*, *j*, *r*). Величины θ^1_{ijr} и θ^2_{ijr} оценивались по формуле (1). Средние относительные скорости побегообразования Φ_{ij*} до выметания первых колосков также удовлетворяли соотношениям (5) (рис. 7). Тем самым относительная скорость побегообразования лимитировалась теми же ресурсами, которые лимитировали прирост массы растений.

Обратимся к оценкам $\varphi_{ij*}(t_m)$ относительной скорости побегообразования по формуле (3), которые в отличие от Φ^l_{ij*} относятся не к продолжительности фазы развития, а к конкретному моменту наблюдения t_m. Сопоставляя данные рис. 6 с динамикой показателей $\varphi_{ij*}(t)$ (рис. 8) убеждаемся, что максимум побегообразования мог совпадать по времени с фазой 2 и не зависеть от фазы развития растений.

В каждой из монокультур, как правило, обнаруживались растения на разных фазах развития. Обозначим $\Omega^l_{ij}(t)$ — множество растений монокультуры (*i*, *j*), находящихся в момент времени t на l-й фазе развития, а $n^l_{ij}(t)$ — их количество: $n^l_{ij}(t) = |\Omega^l_{ij}(t)|$. Ясно, что $n_{ij}(t) = n^1_{ij}(t) + n^2_{ij}(t) + \ldots + n^5_{ij}(t)$. Средняя относительная скорость побегообразования у растений всей монокультуры (N_i, R_j) запишется в следующем виде:

$$\varphi^l_{ij*}(t) = \sum_l \varphi^l_{ij*}(t)\, p^l_{ij}(t),$$

где $\varphi^l_{ij*}(t)$ — средняя относительная скорость побегообразования у растений, находящихся в момент времени t на l-й фазе развития:

$$\varphi^l_{ij*}(t) = (1/n^l_{ij}(t)) \sum_{k \in \Omega^l_{ij}} \varphi_{ijk}.$$

Требовалось установить различия между $\varphi^1_{ij*}(t), \ldots \varphi^4_{ij*}(t)$. Для этого вычисляли отношения $\kappa^l_{ijk} = \varphi^l_{ij*}(t_k)/\varphi^{l+1}_{ij*}(t_k)$, которые определены только при одновременном обнаружении в монокультуре (N_i, R_j) растений на l-й и (l + 1)-й фазах. Для каждой монокультуры (N_i, R_j) при фиксированном индексе l фазы развития за все 7 сроков наблюдений удавалось вычислить от 1 до 5 коэффициентов κ^l_{ijk}. Затем вычислялись средние за весь период эксперимента отношения κ^l_{ij*} и все статистики, необходимые для

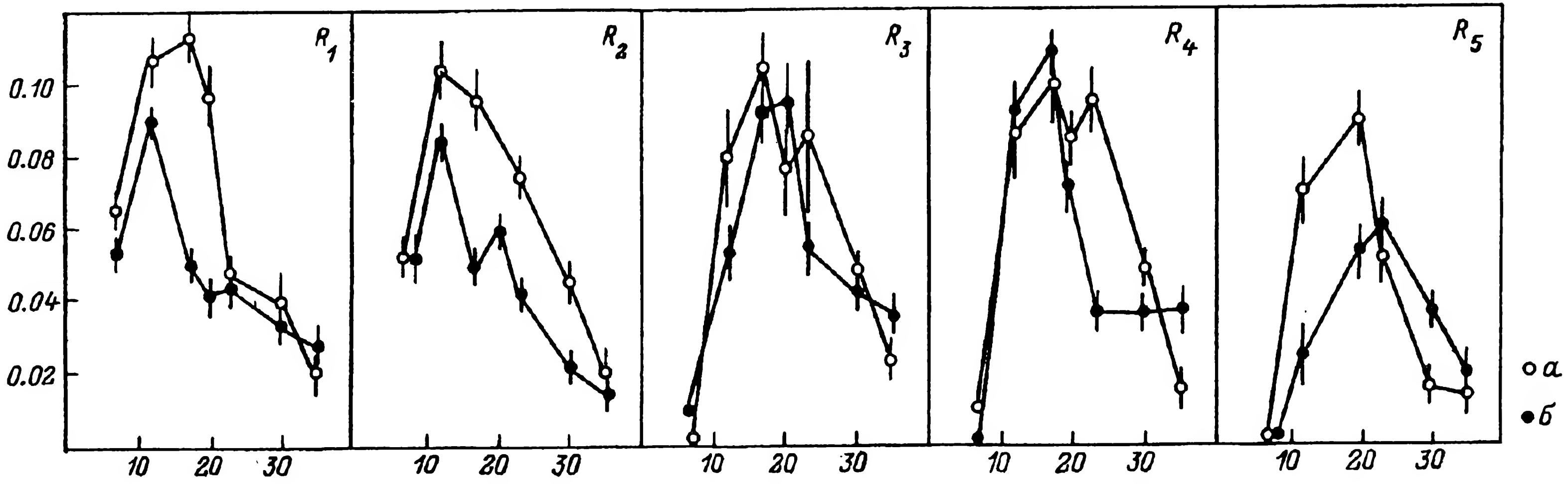


Рис. 8. Динамика средней относительной скорости побегообразования $\varphi_{ij*}(t)$.

Плотность: *а* — $N_1 = 125$ экз/м², *б* — $N_2 = 450$ экз/м²; $R_1...R_5$ — режимы обработки. По осям абсцисс — время *t*, сут; по осям ординат — $\varphi_{ij*}(t)$, 1/сут.

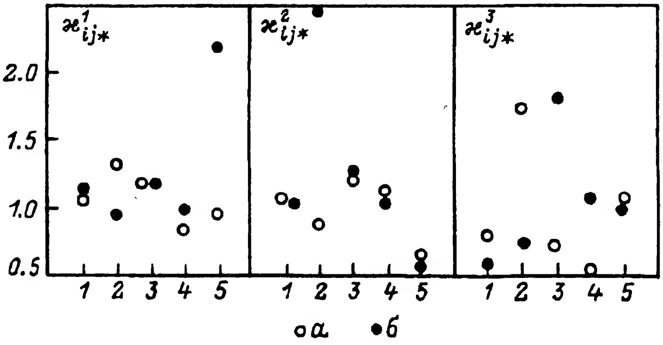


Рис. 9. Средние отношения κ^l_{ij*} относительных скоростей побегообразования при различных режимах обработки.

Плотность: *а* — N_1 = 125 экз/м², *б* — N_2 = 450 экз/м². По осям абсцисс — режимы обработки $R_1 ... R_5$; по осям ординат — κ^l_{ij*}.

дисперсионного анализа. Величины κ^l_{ij*} не обнаружили сколь-нибудь заметной закономерности (рис. 9). В среднем по всем монокультурам эти коэффициенты составляли: $\kappa^1_{***} = 1.22 \pm 0.16$ (n = 21), $\kappa^2_{***} = 1.15 \pm 0.15$ (n = 40), $\kappa^3_{***} = 1.09 \pm 0.16$ (n = 25). Они значимо не отличаются от 1 и формально мы должны сделать вывод о независимости относительной скорости побегообразования от фазы развития у *L. multiflorum*. Приведем аргументы против этого утверждения. Хотя значимых главных эффектов воздействия факторов *N* и *R* на показатели κ^3_{ij*} не обнаружено, но высокая значимость неаддитивных эффектов (табл. 11) не позволяет подтвердить независимость отношений κ^3_{ij*} от плотности *N* и режимов обработки *R*. Благодаря коэффициентам κ^1_{***}, κ^2_{***} и κ^3_{***} можно заметить систематическое понижение относительной скорости побегообразования по мере развития растений: при колошении растений средняя относительная скорость побегообразования на 9 % выше, чем при цветении, и на 15 % ниже, чем на 2-й фазе. Проведенный анализ результатов не позволяет безусловно принять или отвергнуть гипотезу о независимости относительной скорости побегообразования от фазы развития. Однако можно отклонить гипотезу о том, что ее максимум, приуроченный ко 2-й фазе развития (рис. 6), онтогенетически обусловлен.

Интенсивность кущения. Относительная скорость ν_{ij} изменений среднего числа побегов $K_{ij*}(t)$ оценивалась по формуле (4). В предыдущих разделах статьи мы убедились, что относительная скорость побегообразования лимитируется теми же ресурсами, что относительная скорость роста массы растений. Поэтому естественно предполагать, что интенсивность кущения является функцией относительной скорости роста: $\nu = \nu(f)$. Для каждой монокультуры (N_i, R_j) сопоставим величину ν_{ij} с

ТАБЛИЦА 11

Дисперсионный анализ отношений относительных скоростей побегообразования в фазы 1—3

Источник дисперсии	Показатель								
	$\varkappa^1_{ij*}$			$\varkappa^2_{ij*}$			$\varkappa^3_{ij*}$		
	SS	λ	*F*	*SS*	λ	*F*	*SS*	λ	*F*
N	0.74	1	3.8	0.9	1	1.0	0.0	1	0.1
R	1.14	4	1.5	3.9	4	1.1	1.9	4	0.7
N× *R*	1.62	4	2.1	2.9	4	0.8	3.9	4	5.8**
Ошибки	2.14	11		27.5	30		10.0	15	

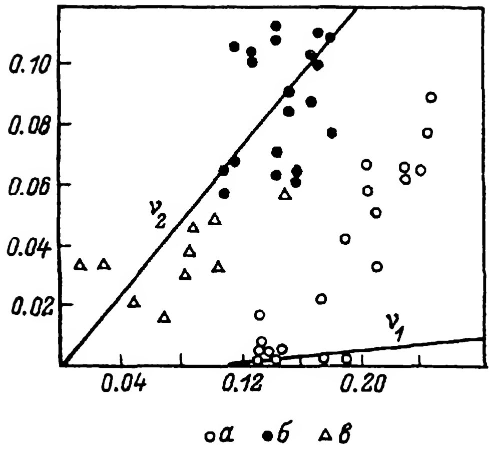


Рис. 10. Соответствие между интенсивностью кущения ν и относительной скоростью роста f. Данные на интервале: *а* — Δt_1, *б* — Δt_2, *в* — Δt_3. По оси абсцисс — f, 1/сут; по оси ординат — ν, 1/сут.

относительной скоростью роста f_{ij} средней массы растений для трех интервалов наблюдений: $\Delta t_1 = 12—0$ сут, $\Delta t_2 = 23—12$ и $\Delta t_3 = 35—23$ сут (рис. 10). Мы видим большой разброс данных, который тем не менее нельзя признать хаотичным. Данные разбиваются на два множества, в одном из них представлены результаты первого интервала наблюдений Δt_1, во втором — полученные в последующие сроки. Примем во внимание, что растения переходили от одной фазы развития к другой не одновременно. Поэтому в каждый момент времени одни растения находились в вегетативном состоянии, другие — в генеративном. В начале первого отрезка времени Δt_1 все растения находились на 1-й фазе развития. В конце этого промежутка наблюдений в зависимости от режима обработки в генеративное состояние перешло от 39 до 91.5 % (табл. 7). На протяжении последующих интервалов наблюдений Δt_2 и Δt_3, напротив, большинство растений находилось в генеративном состоянии (табл. 7) и незначительная часть из них была на вегетативной фазе. Следовательно, данные рис. 10 указывают на зависимость интенсивности кущения ν_{ij} от относительной скорости роста массы f_{ij} и от фазы развития растений. На вегетативной фазе 1 интенсивность кущения представим в виде $\nu_1(f) = \alpha_1 + \beta_1 f$, а на генеративных фазах — в виде $\nu_2(f) = \alpha_2 + \beta_2 f$. Тогда интенсивность кущения ν_{ij} будет средним относительных скоростей ν_1 и ν_2:

$$\nu(p,f) = p\nu_1(f) + (1-p)\,\nu_2(f), \tag{9}$$

где p — доля растений на 1-й фазе развития. Если интенсивности прегенеративного кущения и кущения на генеративных фазах не различаются, то зависимости $\nu_1(f)$ и $\nu_2(f)$ должны совпадать. Регрессия ν_{ij} по трем переменным p_{ij}, f_{ij} и $p_{ij} f_{ij}$ дает следующие оценки коэффициентов: $\alpha_1 = -8.8 \cdot 10^{-3}$ 1/сут, $\beta = 0.077$, $\alpha_2 = 7.5 \cdot 10^{-4}$, $\beta_2 = 0.62$. При получении численных значений этих параметров использовались данные всех трех интервалов Δt_1, Δt_2 и Δt_3, величины p_{ij} брались как средние на соответствующем интервале. Например, на интервале Δt_2 $p_{ij} = [p_{ij}(12) + p_{ij}(23)]/2$. Интенсивность кущения была неотрицательна. Поэтому функция $\nu_1(f)$ лучше аппроксимируется зависимостью вида $\nu_1(f) = \max\{0;\, 0.077(f - 0.12)\}$. В пределах точности измерений параметр $\alpha_2 = 0.0$ и функция $\nu_2(f) = 0.62f$. Графики функций $\nu_1(f)$ и $\nu_2(f)$ на рис. 10 практически охватывают все множество экспериментальных значений, что подтверждает справедливость зависимости (9).

Обсуждение

В предыдущей работе (Боголюбов, 1993) было установлено, что на 35-е сут эксперимента средние массы растений и биомассы монокультур удовлетворяли соотношению (5). При заданных режимах поступления элементов минерального питания это соотношение могло устанавливаться, когда в вариантах опыта (N_i, R_1), (N_i, R_2) и (N_i, R_5) рост растений лимитировался азотом, а в вариантах (N_i, R_3) и (N_i, R_4) — калием. Средние количества побегов растений K_{ij*} и численности побегов Y_{ij} в монокультурах, соответствующих различным плотностным и трофическим условиям произрастания, удовлетворяли соотношению (5), начиная по крайней мере с 23 сут эксперимента. Отсюда делалось заключение, что относительная скорость побегообразования лимитируется теми же ресурсами, что и относительная скорость роста. Относительные скорости побегообразования за время прохождения растениями первых 2 фаз развития (Φ) также удовлетворяли соотношению (5). Тем самым было естественно опереться на идею Д. А. Сабинина (1963) об интегральном выражении активности метаболизма относительной скоростью роста и соотнести интенсивность кущения с относительной скоростью роста. Непосредственное соотнесение относительной скорости побегообразования к фазе развития (рис. 7) показывает максимум этой скорости на 2-й фазе. Как следствие, не удалось отвергнуть гипотезу о том, что прегенеративное кущение и кущение на генеративных фазах по-разному зависят от относительной скорости роста. В результате получена следующая зависимость интенсивности прегенеративного кущения ν_1 от относительной скорости роста f: $\nu_1(f{:}) = \max\{0; \beta_1(f-f_0)\}$, где безразмерный коэффициент пропорциональности $\beta_1 = 7.7 \cdot 10^{-2}$, а $f_0 = 0.12$ 1/сут — пороговая относительная скорость роста массы растений, превышение которой необходимо для инициации прегенеративного кущения. Интенсивность кущения на генеративных фазах составляет 62 % относительной скорости роста: $\nu_2(f) = 0.62f$. Итальянскому райграсу с момента образования цветоносной соломины для образования новых побегов не требовалось превышения некоторых пороговых величин относительной скорости роста. В целом при прочих равных условиях кущение райграса на генеративных фазах заметно интенсивнее по сравнению с прегенеративным кущением. Средняя интенсивность побегообразования может быть представлена в следующем виде: $\nu(p,f) = p\nu_1(f) + (1-p)\nu_2(f)$. Таким образом, динамика среднего количества побегов K в монокультуре *L. multiflorum* описывается уравнением

$$\mathrm{d}K/\mathrm{d}t = \nu(p,f)\,K. \tag{10}$$

К 12-м сут эксперимента спектры фаз развития разбивались на три множества, соответствующие режимам: R_1, R_2; R_3, R_4; R_5. Величины $1/\theta^1_{ij}$ удовлетворяли соотношению (5). Следовательно, динамику p доли растений, находящихся на 1-й фазе развития, естественно увязать с относительной скоростью роста (рис. 6). Скорость перехода γ в генеративное состояние является функцией относительной скорости роста: $\gamma(f) = \max\{0; \alpha(f-f_d)\}$, где безразмерный коэффициент пропорциональности $\alpha = 1.14$, $f_d = 8.8 \cdot 10^{-2}$ 1/сут — пороговая величина относительной скорости роста, превышение которой необходимо для выхода в трубку *L. multiflorum*. Динамика p доли растений, находящихся на 1-й фазе развития, подчиняется уравнению

$$\mathrm{d}p/\mathrm{d}t = -\gamma(f)\,p. \tag{11}$$

Относительная скорость роста f является функцией концентрации s лимитирующего элемента минерального питания в почве, и динамика w средней массы растений описывается уравнением

$$\mathrm{d}w/\mathrm{d}t = f(s)\,w. \tag{12}$$

Уравнения (10), (11), (12) вместе с уравнениями динамики лимитирующих ресурсов (Боголюбов, 1993) образуют математическую модель внутривидовой конкуренции, которая принимает во внимание процессы роста, развития и побегообразования. Данная модель предполагает постоянство плотности монокультуры.

В эксперименте зафиксирована дифференциация масс растений, находящихся в конкретный момент времени на разных фазах развития. Растения, опередившие своих конкурентов в развитии, в среднем уступали им по массе и количеству побегов. Для объяснения этого факта естественно предполагать превосходство относительной скорости роста на i-й фазе развития перед относительной скоростью роста, приуроченного к $(i + 1)$-й фазе развития. К сожалению, проведенные измерения величины f не позволяют оценивать относительные скорости роста, приуроченного к фазам развития растений. Истоки иного взгляда на дифференциацию масс, не предполагающего зависимости скорости роста от фазы развития, могут лежать в дисперсии пороговых величин, превышение которых необходимо для прегенеративного кущения ($f_0 = 0.12$ 1/сут) или перехода в генеративное состояние ($f_d = 8.8 \cdot 10^{-2}$ 1/сут).

Работа завершена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49900).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросов Н. С., Боголюбов А. Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск, 1988. 320 с.

Боголюбов А. Г. Теоретические предсказания исходов внутривидовой конкуренции и их экспериментальная проверка. Плотностная инвариантность // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 3—14.

Заугольнова Л. Б., Бологова В. Л., Ермакова И. М. и др. Популяционные аспекты структуры и динамики луговых агроценозов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1989. № 11(311). С. 31—47.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.

Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М., 1980. 512 с.

Fisher R. A. Statistical methods for research worker. Edinburg, 1946. 354 p.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, 1979. 210 p.

Hill M. J., Pearson C. J., Kirby A. C. Direct drilling fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) prairie grass (*Bromus catharticus* Vahl.) and Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) into kikuyn and paspalum pastures // Aust. Exp. Agric. 1985. Vol. 25. P. 806—817.

Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton, 1988. 361 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 VI 1997

SUMMARY

Monocultures of *Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* grew at two levels of density (125 and 450 individuals per m^2) and five regimes of mineral fertilization bringing in. Data on dynamics of average number and mass of shoots, mass of roots, duration of different phases of development, relative rates of shoot-formation and intensity of tillering are given. Analysis of the variance of these characters is made. It is shown that the rate of shoot-formation and the rate of mass increase are limited by the same factors. According to the data obtained, an average intensity of tillering is $(d/dt) \ln K = \nu(p, f) = p\nu_1(f) + (1-p)\ \nu_2(f)$, where t — time (days), K — average number of shoots on one plant, p — a part of plants at the vegetative phase of development. Intensity of pregenerative tillering is $\nu_1(f) = \max\{0; 0.077(f-f_0)\}$, $f_0 = 0.12$ 1/day — threshold relative rate of plant mass growth, increase of which is necessary for initiation of pregenerative tillering, intensity of generative tillering is $\nu_2(f) = 0.62f$. A rate of transformation (γ) into generative state is a function of a relative growth rate $\gamma(f) = \max\{0; 1.14(f-f_d)\}$, where $f_d = 8.8 \cdot 10^{-2}$ 1/day — threshold relative rate of growth, increase of which is necessary for exit in a tube. Differentiation of mass of plants appearing at the same moment at the different phases of development is recorded in experiment. Plants which outstrip their competitors in the development at the concrete moment, in average have lesser mass and number of shoots.

ТОМ 84 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1999, № 7

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.821 : 537.533.35

© О. В. Яковлева, Т. И. Кравцова

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК ПЕРИКАРПИЯ *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*)

O. V. YAKOVLEVA, T. I. KRAVTSOVA. PERICARP CELL ULTRASTRUCTURE IN *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*)

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) исследованы плоды крапивы двудомной разной степени зрелости. Установлено, что 4 слоя клеток, составляющих перикарпий, разделены на 2 двухслойные зоны: наружную и внутреннюю, которые, вероятно, представляют собой две системы, обеспечивающие период покоя после созревания и способность к прорастанию в течение нескольких сезонов. Границу между зонами определяют межклетники, имеющиеся уже в завязи. Наружная зона состоит из слизесодержащего экзокарпия и не содержащего слизи мезокарпия с утолщениями на боковых стенках клеток; внутренняя зона включает кристаллоносный слой мезокарпия и склерифицированный эндокарпий. В незрелых плодах зоны различаются типом пластид: в клетках наружной зоны на протяжении всего периода развития плода встречаются хлоропласты, а в клетках внутренней зоны хлоропласты имеются только на ранних стадиях развития, в дальнейшем они преобразуются в мелкие лейкопласты. Уточнены данные о строении и формировании кристаллоносных клеток. Выяснено, что эти клетки являются двухкамерными. Они содержат два типа включений (друзы оксалата кальция и иглоподобные включения), которые откладываются (наблюдаются) в разные периоды развития перикарпия и разделены полисахаридной оболочкой, образующейся вокруг друзы.

Ключевые слова: крапива двудомная, плоды, перикарпий, развитие, ультраструктура клеток, кристаллоносные клетки, функциональное значение.

Анатомическое строение околоплодника крапив и развитие покровов плода и семени было изучено с помощью светового микроскопа и описано в работах E. Ramstad (1946—1947), З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалова (1951), Т. И. Кравцовой (1993), Кравцовой и Д. В. Гельтмана (1994). К настоящему времени выяснено, что перикарпий 4-слойный и состоит из экзокарпия (наружной эпидермы), 2-слойного мезокарпия с внутренним кристаллоносным слоем и склерифицированного эндокарпия. Экзокарпий образован клетками двух типов: слизевыми и не содержащими слизи, с утолщениями на радиальных стенках. Клетки второго типа, которые Ramstad (1946—47) назвал интеркалярными, равномерно распределены среди слизевых. Наружный слой мезокарпия целиком состоит из клеток с утолщениями на боковых стенках.

Световой микроскоп не позволил, однако, детально рассмотреть строение клеток, участвующих в образовании околоплодника, и отметить все изменения, происходящие при их дифференциации. В настоящей работе для уточнения строения и развития перикарпия *Urtica dioica* был применен просвечивающий электронный микроскоп (ТЭМ). Строение перикарпия *U. dioica* заслуживает детального изучения еще в связи с тем, что такой тип строения (тип Urtica) характерен для многих, в том числе отдаленно родственных, представителей семейства крапивных и является наиболее эволюционно продвинутым (Кравцова, Яковлева, 1997).

Материал и методы

Для удобства описания и сопоставления данных с помощью ТЭМ исследованы те же стадии развития плода, на которых останавливалась Т. И. Кравцова (1993) в своей предыдущей работе. Цветки, молодые плоды (стадии раннего глобулярного зародыша и начала в нем органогенеза), почти зрелые и зрелые плоды собирали на территории Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург) и в Ленинградской обл. Фиксацию проводили по общепринятой методике: 3%-ным раствором глутарового альдегида и 2%-ным раствором четырехокиси осмия. Обезвоживание осуществляли в серии ацетонов возрастающей концентрации. Материал заключали в смесь эпона и аралдита. Тонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut E. Срезы контрастировали цитратом свинца. Изучение и фотографирование срезов проводили с помощью ТЭМ Tesla BS-500.

Результаты

Околоцветник женского цветка состоит из 4 листочков, образующих 2 ряда у уплощенной завязи. Два наружных листочка расположены таким образом, что они прикрывают завязь со стороны ребер, а 2 внутренних — с ее уплощенных сторон (рис. 1). Как уже отмечалось (Кравцова, 1993), внутренние листочки после оплодотворения начинают интенсивно расти и в результате становятся длиннее плода, а наружные не изменяются. Согласно нашим данным, обе эпидермы наружных листочков имеют слизевые вместилища: в наружной — это единичные клетки, а во внутренней — многочисленные отдельные клетки и полости, образованные в результате слияния нескольких клеток (табл. I, *1*, *2*). В клетках внутренних листочков слизь отсутствует, в наружной эпидерме этих листочков находятся пластиды с крупными, часто осмиофильными, аморфными включениями белка (табл. I, *3*, *4*). Подобные пластиды имеются и в наружной эпидерме завязи, но только в клетках, расположенных на вершине ребер (табл. I, *5*, *6*).

Стенка завязи состоит из 4 слоев клеток. Все клетки с тонкими клеточными стенками, вакуолизированы и практически лишены цитоплазмы (табл. I, *7*). Клетки внутренней субэпидермы в отличие от клеток других слоев вытянуты и слегка уплощены. Между внешней и внутренней (будущим кристаллоносным слоем) субэпидермой имеются межклетники. Клетки наружной эпидермы и внешней субэпидермы содержат хорошо различимые хлоропласты.

В 2-слойном наружном интегументе семязачатка (табл. I, *7*) клетки наружной эпидермы имеют по периферии вакуолей осмиофильное вещество в виде небольших глыбок. Клетки внутренней эпидермы вытянуты вдоль наружных и лишены осмиофильного вещества.

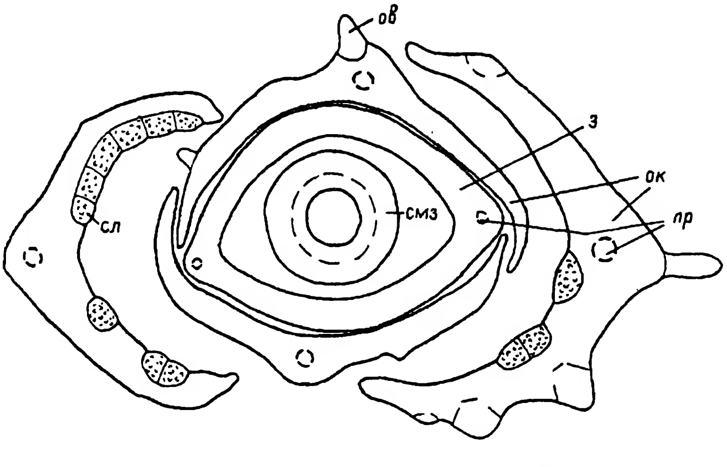


Рис. 1. Схема строения цветка *Urtica dioica*.

з — завязь, *ов* — основание волоска, *ок* — околоцветник, *пр* — проводящий пучок, *сл* — слизевая клетка, *смз* — семязачаток.

В молодых плодах на стадии раннего глобулярного зародыша основная масса клеток двух наружных слоев перикарпия имеет крупную вакуоль, тонкий пристенный слой цитоплазмы, хлоропласты, крупные неправильной формы ядра с ядрышками. В хлоропластах хорошо развита тилакоидная система, имеется небольшое количество пластоглобул, крахмальные зерна отсутствуют. В эпидерме (экзокарпии) встречаются отдельные клетки с осмиофильной каймой в виде петель по периферии вакуолей (табл. II, *1*, *2*) и цистернами эндоплазматического ретикулума, часто расположенными в три ряда у внутренней клеточной стенки. В разрывах между цистернами находятся небольшие мультивезикулярные тела.

В клетках внутреннего слоя мезокарпия наблюдается отложение друз оксалата кальция в вакуолях (табл. II, *3*, *4*). В периплазматическом пространстве отдельных клеток появляются единичные иглоподобные включения. Ядра и мелкие хлоропласты кристаллоносных клеток смещены в сторону наружной клеточной стенки (табл. II, *5*). Внутренние тангециальные стенки слегка утолщены. Пластиды на этой стадии содержат небольшое количество пластоглобул.

В клетках эндокарпия можно видеть слабо утолщенные клеточные стенки будущих склереид (табл. II, *3*), а их пластиды по строению сходны с пластидами кристаллоносного слоя.

В проводящих пучках ребер трахеальные элементы, ориентированные к внутренней поверхности перикарпия, выстланы изнутри толстым осмиофильным слоем, состоящим из иглоподобных включений (табл. II, *6*, *7*). В эпидермальных клетках ребер сохраняются пластиды с белковыми кристаллами (табл. I, *7*).

В молодых плодах, зародыш которых перешел к органогенезу, в клетках перикарпия наблюдаются заметные изменения. В большинстве клеток экзокарпия происходит отложение в периплазматическое пространство слизи. Цитоплазма при этом отстает от внутренней периклинальной клеточной стенки и смещается в сторону наружной (табл. III, *1*). На срезах нередко можно наблюдать разрыв смещаемого слоя цитоплазмы (табл. III, *2*). Клетки с осмиофильной каймой остаются в это время без изменения. Процессы дифференциации в двух внутренних клеточных слоях включают в себя утолщение оболочки как в клетках эндокарпия, так и в кристаллоносных клетках (внутренняя тангенциальная стенка), увеличение размера друз, упрощение структуры пластид и развитие внутренних выростов оболочки склереид эндокарпия (табл. III, *3*—*6*).

На более поздних (завершающих) этапах созревания плода в клетках экзокарпия с осмиофильной каймой по периферии вакуоли и в клетках наружного слоя мезокарпия появляются локальные утолщения оболочки, расположенные большей частью на антиклинальных клеточных стенках. Одновременно происходит незначительное общее утолщение этих стенок. В кристаллоносных клетках вокруг друз оксалата кальция уже имеется толстая полисахаридная оболочка. Параллельно расширяется периплазматическое пространство в наружной части клетки, которое превращается в полость, заполненную иглоподобными включениями. Локализация иглоподобных включений полярная, они располагаются только над друзой на вновь образовавшейся оболочке. Следует обратить внимание на разнонаправленное расположение полостей (периплазматическое пространство) в слизевых клетках экзокарпия и в кристаллоносных клетках, где наблюдаются иглоподобные включения. В первом случае полости образуются со стороны внутренней тангенциальной стенки, а в кристаллоносных — над друзой оксалата кальция. Оба типа клеток разделены субэпидермальным слоем (наружным слоем мезокарпия).

В проводящих пучках перикарпия в это время иглоподобные включения почти полностью исчезают из полостей трахеальных элементов.

В зрелом плоде (рис. 2) экзокарпий состоит почти целиком из слизевых (табл. IV, *1*) и редких не содержащих слизи (табл. IV, *2*) клеток. На поверхности этого слоя имеется очень тонкий слой кутикулы (табл. IV, *3*). Антиклинальные стенки слизевых клеток тонкие и извитые (табл. IV, *1*). Слизь занимает основной объем клеток, постенная цитоплазма прослеживается обычно лишь у наружной стенки, частично

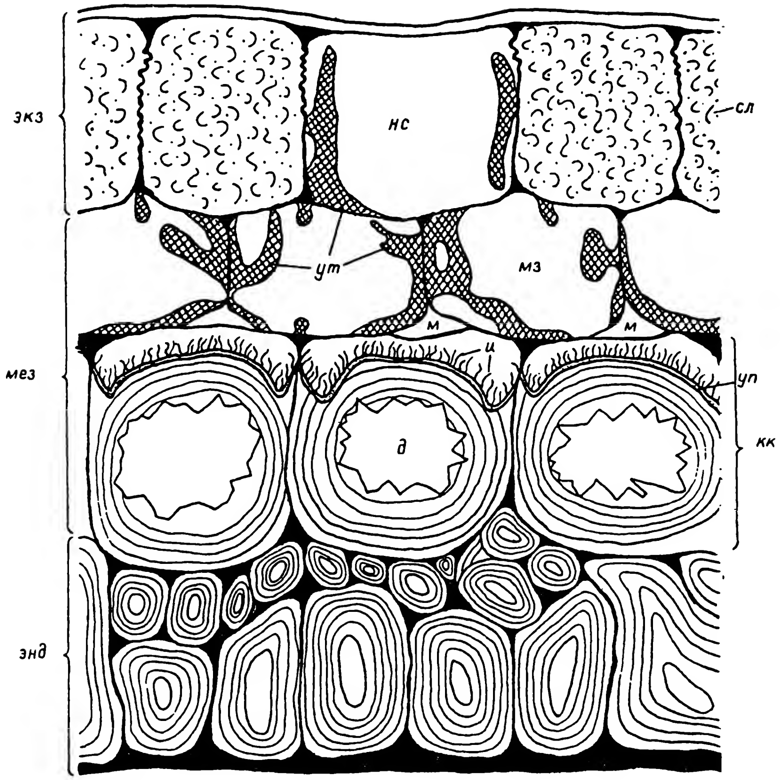


Рис. 2. Схема строения перикарпия *Urtica dioica* по уточненным данным.

д — друза оксалата кальция, *и* — иглоподобные включения, *кк* — кристаллоносная клетка, *мез* — мезокарпий, *мз* — клетка наружного слоя мезокарпия с утолщениями клеточных стенок, *нс* — неслизевая клетка экзокарпия с лентовидными утолщениями антиклинальных стенок, *сл* — слизевая клетка, *уп* — уплотненная часть лигнифицированной оболочки над друзой, *ут* — утолщения клеточных стенок, *экз* — экзокарпий, *энд* — эндокарпий.

заходит на антиклинальные и граничит со слизью. В цитоплазме с трудом различаются очертания хлоропластов. В не содержащих слизи клетках вдоль антиклинальных стенок на первичных клеточных стенках образуются утолщения в виде широких вертикальных тяжей. Цитоплазма в этих клетках полностью отсутствует. Наружный слой мезокарпия целиком состоит из клеток с неравномерно утолщенными клеточными стенками (табл. IV, *2*, *4*). Эти клетки в световом микроскопе выглядят как имеющие кольцевые утолщения (Кравцова, 1993). В полостях некоторых из них встречается слизь. Между наружным и внутренним слоями мезокарпия сохраняются небольшие межклетники (табл. IV, *4*), отсутствующие в других тканях.

Основной объем кристаллоносных клеток мезокарпия занимает друза оксалата кальция (табл. IV, *4*, *5*). Она плотно окружена толстой лигнифицированной оболочкой, наружный слой верхней части которой (над друзой) уплотнен и в нем видны фибриллы (рис. 2; табл. IV, *5*—*7*). Первичная клеточная стенка с трудом прослеживается со стороны склереид эндокарпия и хорошо видна на границе с наружным слоем мезокарпия, где она остается неутолщенной (рис. 2; табл. IV, *5*). Над друзами имеется полость, заполненная осмиофильными иглоподобными включениями (рис. 2), которые представляют собой лентовидные мембраны (пленочки), вероятно, скрученные в трубочку (табл. IV, *7*). Наибольшее их скопление наблюдается на вновь образовавшейся оболочке. Нужно отметить, что перикарпий легко расслаивается в районе кристаллоносного слоя на твердую внутреннюю и мягкую наружную части. Поверхность «плода» в этом случае принимает сотоподобный вид, с хорошо различимыми друзами. Вместе с верхними слоями удаляется и тонкая нелигнифицированная наружная стенка кристаллоносных клеток.

К склереидам эндокарпия изнутри примыкают отстоящие друг от друга, разделенные крупными межклетниками клетки экзотесты неправильной формы, заполненные осмиофильным веществом, вероятно, танинами (табл. IV, *9*). Клетки всех других слоев семенной кожуры сильно сжаты. Строение и развитие семенной кожуры у этого вида описано в более ранней публикации (Кравцова, 1993).

В проводящих пучках перикарпия хорошо видны трахеальные элементы, часть из которых содержит более светлый и рыхлый, чем на предыдущей стадии, осадок. Большинство клеток, окружающих пучок, имеют внутренние выросты клеточных стенок (табл. IV, *7*).

Обсуждение

Картина строения перикарпия зрелого плода *U. dioica*, полученная с помощью ТЭМ, в целом подтверждая данные светового микроскопа, проясняет многие детали его строения и развития. Удалось уточнить местоположение межклетников. Ранее (Кравцова, 1993) за межклетники были приняты полости кристаллоносных клеток, в которых, по электронно-микроскопическим данным, откладываются иглоподобные включения. Между тем межклетники имеются между наружным и внутренним слоями мезокарпия и присутствуют на всех этапах развития плода, начиная с завязи. Они как бы отмечают границу между двумя зонами перикарпия, слои клеток которых связаны между собой в гистогенезе. Эту же связь подтверждает и сходное строение пластид внутри каждой зоны. В клетках наружной зоны, к которой относятся эпидермальный слой (экзокарпий) и субэпидермальный (наружный слой мезокарпия), на всем протяжении развития плода сохраняются хлоропласты. Во внутренней зоне, включающей кристаллоносные клетки и склереиды, пластиды имеют иное строение, они значительно мельче и представляют собой лейкопласты. О существовании разницы в размерах пластид кристаллоносных и не содержащих кристаллы клеток указывали в свое время В. Г. Александров и М. А. Шанидзе (1925). Отмеченные выше зоны перикарпия *U. dioica* различаются по времени начала дифференциации клеток. В клетках внутренней зоны изменения наблюдаются уже на стадии раннего глобулярного зародыша, а в клетках наружной зоны изменения начинаются, когда зародыш переходит к органогенезу, и заканчиваются на завершающих стадиях созревания перикарпия. Не содержащие слизи клетки экзокарпия и наружного слоя мезокарпия дольше, чем другие клетки перикарпия, сохраняют жизнеспособность и позднее переходят к дифференциации. Данные о тесной взаимосвязи кристаллоносных клеток и склереид в развитии подтверждают гипотезу I. Roth (1977) о том, что наличие кристаллоносных клеток или слоев, часто сопровождающих слои склеренхимы, как в перикарпии плодов, так и в коре деревьев может быть связано со спецификой метаболизма лигнифицированных клеток.

Проведенное электронно-микроскопическое исследование показало, что клетки перикарпия *Urtica dioica* являются очень специализированными. При рассматривании в ТЭМ кристаллоносных клеток обнаружилось их сложное строение (рис. 2). Помимо друз оксалата кальция в них содержатся еще и осмиофильные иглоподобные включения. Оксалат кальция и иглоподобные включения отделены друг от друга перегородкой и, как показали наши исследования, откладываются не только в разные периоды развития плода, но и в разные клеточные полости. В данном случае можно говорить о двухкамерной клетке, имеющей оболочку материнской клетки и вновь образованную оболочку (капсулу), которая охватывает друзу оксалата кальция. Иглоподобные включения находятся над друзами на вновь образовавшейся оболочке. Природа иглоподобных включений в плодах *U. dioica*, представляющих собой лентовидные мембраны (пленочки), скрученные в трубочку, не совсем ясна. Возможно, это гесперидин — вещество, относящееся к группе флавоновых гликозидов (Мецлер, 1980; Кретович, 1986). По данным И. П. Бородина (1883), гесперидин часто встре-

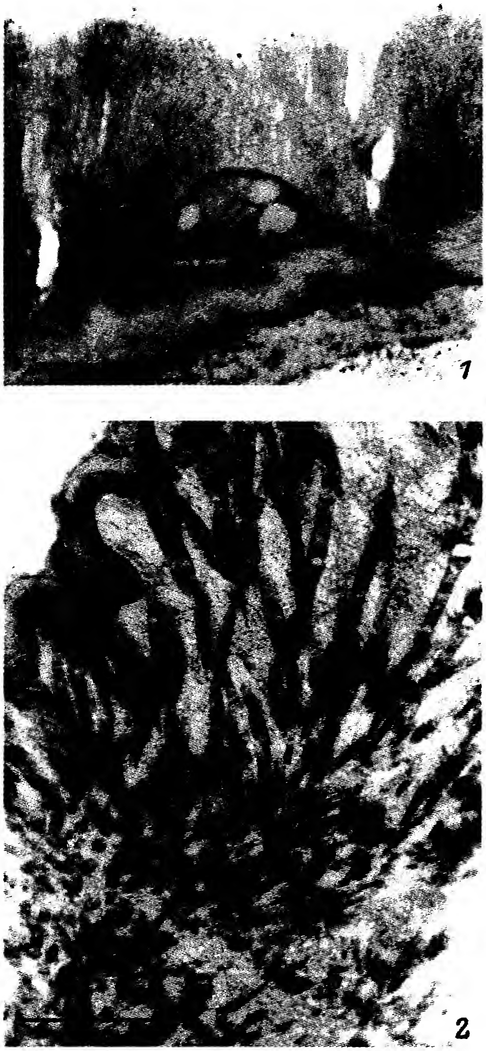


Рис. 3. Фрагменты эпидермальных слизесодержащих клеток листа *Barosma serratifolia* (*Rutaceae*).

1 — иглоподобные скопления в вакуоли слизесодержащей клетки эпидермы, *2* — лентовидные мембраны (пленочки) в виде кустиков в слизи эпидермальной клетки. Масштабная линейка — 1 мкм.

чается среди двудольных растений и обнаруживается на препаратах в виде игольчатых кристаллов, часто соединенных в пучки. В виде кустиков, состоящих из игольчатых кристаллов, гесперидин, например, откладывается в слизи эпидермальных клеток листьев *Barosma serratifolia* (*Rutaceae*) (Solereder, 1899; Linsbauer, 1930). Гесперидин обычно растворен в клеточном соке и становится заметным только при высушивании в гербарном или спиртовом материале (Tunmann, 1913). Иглоподобные включения часто обнаруживаются в листьях, зафиксированных для исследования в электронном микроскопе (Яковлева, 1997). Иглоподобные скопления в вакуолях и лентовидные мембраны (пленочки) в виде кустиков в слизи имеются в эпидермальных клетках листьев *Barosma serratifolia* (рис. 3). Листья этого вида взяты нами в гербарии БИН РАН и зафиксированы специально для сравнения с обнаруженными в кристаллоносных клетках перикарпия *Urtica dioica* иглоподобными включениями.

На ранних стадиях развития плодов *U. dioica* в экзокарпии наблюдаются два типа клеток: с осмиофильной каймой по периферии вакуоли и без каймы. В клетках мезокарпия осмиофильное вещество в вакуолях отсутствует. Позднее в клетках экзокарпия, не содержащих осмиофильного вещества, начинается секреция слизи. В других клетках слизь не появляется, гораздо позже (на заключительных этапах развития плода) на их антиклинальных стенках формируются утолщения в виде вертикальных тяжей. У зрелых плодов *U. dioica* осмиофильное вещество (предположительно танины) в неслизевых клетках экзокарпия отсутствует. В ранее опубликованной работе (Кравцова, Гельтман, 1994) сообщалось, что у многих видов крапивы в клетках этого типа и в клетках нижележащего слоя содержатся танины. Настоящее исследование показало, что в плодах *U. dioica* танины имеются только на ранних стадиях развития плода и в очень незначительных количествах.

Отложение слизи, так же как и в эпидермальных клетках листьев (Яковлева, 1990), происходит в периплазматическое пространство. Цитоплазма смещается в направлении от внутренней тангенциальной к наружной клеточной стенке. Исходя из этого, можно предположить, что в транспорте веществ, из которых образуется слизь, участвуют клетки нижележащего слоя, а не клетки будущей интеркалярной эпидермы, как считал Ramstad (1946—47). По мнению Ramstad (1946—47), в слизь трансформируется крахмал, находящийся в пластидах двух наружных слоев. В нашем материале крахмальных зерен в пластидах не обнаружено.

Два типа клеток в слизесодержащем экзокарпии (при различной морфологии слизевых клеток) довольно часто встречаются у покрытосеменных растений. Подобное сочетание отмечается кроме представителей *Urticaceae* у родственного сем. *Moraceae* (Меликян, 1973), а также в семействах *Lamiaceae* (Ryding, 1992; Budantsev, Lobova, 1997), *Asteraceae* (Александров, Савченко, 1947, 1949), которые в эволюционной системе А. Л. Тахтаджяна (1987) занимают наиболее высокое положение. При этом сходным оказывается общий тип строения перикарпия, а именно расположение его клеточных слоев. Отмеченный параллелизм не случаен и, вероятно, свидетельствует о высокой адаптивности данного типа структуры к современным условиям существования.

Рассмотрим возможное функциональное значение слоев и отдельных клеток перикарпия *Urtica dioica*. В литературе неоднократно отмечалась светозащитная роль кристаллов в растительных тканях: иглоподобные включения (гесперидин, флавоноиды) защищают растение от ультрафиолетового излучения (Tunmann, 1913; Linsbauer, 1930); кристаллы оксалата кальция обладают свойством рассеивать солнечные лучи (Ihlenfeldt, Hartmann, 1982) и препятствуют проникновению внутрь тканей прямого света. Возможно, такова функция кристаллоносного слоя и в плодах *U. dioica*. Можно предположить, что существует связь между наличием этого слоя и способностью к прорастанию семян крапивы только на свету (Николаева и др., 1985). Сходную с нашим предположением мысль высказал Ryding (1992). Он полагает, что оксалат кальция может ингибировать преждевременное прорастание. Кроме того, в литературе неоднократно высказывается мнение, что кристаллы могут защищать зародыши растений от бактерий, грибов и личинок насекомых (Barnabas, Arnott, 1990; Ryding, 1992). Кристаллоносные клетки вместе с лигнифицированным эндокарпием образуют, по определению Артюшенко и Коновалова (1951), косточку плода-костянки, выполняя также механическую функцию.

Два наружных слоя перикарпия *U. dioica*, по-видимому, представляют собой систему, обеспечивающую относительное постоянство влажности внутри плода. В этой системе участвуют два типа клеток: слизевые и неслизевые, с неравномерными утолщениями на клеточных стенках. Последние находятся в экзокарпии среди слизевых клеток, в нижележащем слое и в ребрах плода, где связаны с проводящей системой перикарпия. Полученные нами данные согласуются с результатами исследований В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1949) семянок сложноцветных. В своей работе все клетки перикарпия с утолщенными стенками, не являющиеся трахеальными элементами, они называют гидроцитами. Гидроциты наряду со слизевыми (ослизняющимися) клетками в основном встречаются у семянок представителей трибы *Anthemideae*, у которых, как считают авторы, выработалось специальное приспособление для поглощения воды из воздуха и росы с помощью ослизняющихся клеток и системы гидроцитов, связанных с сосудисто-волокнистыми пучками. Ослизняющиеся клетки, как предполагают авторы, поглощают воду из окружающей среды, а система гидроцитов принимает влагу от них и проводит ее дальше к сосудистым пучкам. Возможно, что и у *Urtica dioica* функционирует подобная система. Неслизевые клетки экзокарпия с целлюлозно-пектиновыми утолщениями (Кравцова, 1993) и клетки наружного слоя мезокарпия можно рассматривать как гидроциты, по которым происходит перемещение влаги по периметру перикарпия. В отличие от семянок сложноцветных поглощение или выделение влаги скорее всего осуществляется через интеркалярные гидроциты экзокарпия. Слизевые клетки крапивных, в отличие от таковых сложноцветных являющиеся слизесодержащими, а не ослизняющимися, препятствуют спонтанному испарению воды из гидроцитов субэпидермы. Они способны обратимо набухать: о такой возможности и связанной с ней способностью изменять размеры клеток свидетельствуют их тонкие извитые антиклинальные стенки. Субэпидермальный слой гидроцитов связан с проводящими пучками, расположенными в ребрах плода. Мы полагаем, что такая система клеток выработалась в связи с физиологическими особенностями плодов крапивы, имеющих, по данным М. Г. Николаевой с соавт. (1985), обязательный период покоя после созревания (3—5 мес) и способность к прорастанию к течение нескольких сезонов.

Слой будущих гидроцитов, характеризующийся длительным сохранением жизнеспособности, видимо, выполняет транспортные функции на протяжении всего развития плода, о чем свидетельствует разнонаправленное образование полостей (периплазматических пространств) в соседних с ним экзокарпии и внутреннем слое мезокарпия (кристаллоносных клетках). В транспорте веществ участвуют, возможно, и неслизевые клетки экзокарпия, относительно поздно переходящие к дифференциации.

И наконец еще об одной особенности цветков и плодов *U. dioica*, связанной со слизевыми клетками. Слизевые клетки обнаружены нами в цветке в наружных листочках околоцветника. Таким образом, в процессе развития плода функцию защиты от высыхания первоначально выполняет околоцветник, а затем она переходит к экзокарпию. О защитной роли околоцветника по отношению к генеративным органам говорила в свое время Н. В. Первухина (1979).

Авторы выражают глубокую благодарность М. А.Плиско за помощь при обсуждении полученных результатов, Е. Н. Немирович-Данченко и А. Е. Васильеву за ценные замечания при работе над рукописью, а также фонду Дж. Сороса (грант 8000 и 8300) и Российскому фонду фундаментальных исследований (проект 96-04-50813), без материальной поддержки которых эта работа не была бы выполнена. Особую благодарность выражаем профессору P. Baas (Leiden, The Netherlands) за внимание и большую помощь, оказанную нам в нашей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. Об ослизняющихся клетках на семянках сложноцветных // Сов. ботаника. 1947. Т. 15. № 3. С. 133—144.

Александров В. Г., Савченко М. И. Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их произрастания и местообитания // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 2. С. 129—147.

Александров В. Г., Шанидзе М. А. О разнообразии пластид в растении и изменениях размеров их в связи с ассимиляционной деятельностью // Журн. рус. бот. об-ва. 1925. Т. 10. № 1-2. С. 161—164.

Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Морфология и анатомия растений. М.; Л., 1951. Вып. 2. С. 170—192.

Бородин И. П. О распространении гесперидина в растительном царстве // Протокол заседания бот. отд-ния. СПб., 1883. 23 с.

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени у *Urtica dioica* и *Urtica cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. Особенности строения кристаллоносных клеток перикарпия *Urticaceae* // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (СПб., 2—6 июня 1997 г.). СПб., 1997. С. 185—186.

Кретович В. Л. Биохимия растения. М., 1986. 503 с.

Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1973. 52 с.

Мецлер Д. Биохимия. Т. 2. М., 1980. 606 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Яковлева О. В. Об игольчатых кристаллах покрытосеменных растений // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (СПб., 2—6 июня 1997 г.). СПб., 1997. С. 151—152.

Barnabas A. D., Arnott H. I. Calcium oxalate crystal formation in the bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seed coat // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 3. P. 331—341.

Budantsev A. L., Lobova T. A. Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (*Labiatae*) // Edinb. J. Bot. 1997. Vol. 54. N 2. P. 183—216.

Ihlenfeldt H.-D., Hartmann H. E. K. Leaf surfaces in *Mesembryanthemaceae* // The plant cuticle / Ed. by D. F. Cutler, K. L. Alvin, C. E. Price. London e. a., 1982. P. 397—423. (Linnean Soc. Symp. series; N 10).

Linsbauer K. Die Epidermis. Handb. Pflanzenanat. 1. Abt. T. 2: Histologie. Bd IV. Berlin, 1930. 283 S.

Ramstad E. Les cellules intercalaires du pericarpe de l'Ortie comme système transporteur // Arch. Inst. Bot. 1946—47. Vol. 18. P. 638—643.

Roth I. Fruits of angiosperms. Encyclopedia of plant anatomy. Berlin; Stuttgart, 1977. 675 p.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny within *Lamiaceae* subfamily *Nepentoideae* tribe *Ocineae* // Nord. J. Bot. 1992. Vol. 12. N 3. P. 273—298.

Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.

Tunmann O. Pflanzenmikrochemie. Berlin, 1913. 631 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 31 VII 1996

SUMMARY

Fruits of *Urtica dioica* at different stages of development were examined using transmission electron microscope (TEM). It was found, that four cell layers, forming a pericarp, are divided into two two-layered zones. The boundary between them is marked by intercellular spaces, which are visible already in the ovary. Zones differ in the type of plastids: in cells of two outer layers chloroplasts are found during all the period of fruit development, whereas in cells of two inner layers, crystalliferous and sclerenchymatous ones, chloroplasts are found only at early stages of fruit development, later they are transformed into small leucoplasts. Two zones of the pericarp also differ in the time of the onset of cell differentiation. New data about structure and formation of crystal idioblasts are obtained. These cells proved to be two-chambered. They contain two types of crystals (druses of calcium oxalate and small needle-shaped crystals), which were deposited in different periods of pericarp development and are separated by newly formed septum. Some suggestions are made concerning possible functional significance of different pericarp cells and tissues.

УДК 582.918.3 : 581.48

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© Н. К. Ковтонюк

ПРИЗНАКИ СКУЛЬПТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*) НА ПРИМЕРЕ СИБИРСКИХ ВИДОВ

N. K. KOVTONJUK. STRUCTURAL CHARACTERS OF SEED SURFACE RELATIVE TO THE SYSTEMATICS OF THE GENUS *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*) WITH SPECIAL REFERENCE TO THE SIBERIAN SPECIES

С помощью сканирующего электронного микроскопа исследована и описана скульптура поверхности семян 13 сибирских видов рода *Primula*, принадлежащих к 4 секциям. Даются дополнительные диагностические признаки на уровне секций и рядов.

Ключевые слова: скульптура поверхности семян, *Primula*, Сибирь.

Род *Primula* L. насчитывает около 500 видов, распространенных по всему земному шару преимущественно в умеренных зонах и в альпийском поясе гор (Федоров, 1952). Наиболее древние представители рода встречаются в горах субтропической Азии и тропической Африки. Большинство видов *Primula* являются мезофильными многолетниками, растущими в лесном поясе, на равнинных лугах, на альпийских лужайках, в нивальных и луговинных тундрах (Коробков, 1980). На территории Сибири выявлено 13 видов этого рода (Ковтонюк, 1997а, б).

Для решения проблем систематики рода *Primula* в качестве диагностических использовались следующие морфологические признаки: форма корневища, тип почкосложения листьев, форма и размеры листовой пластинки и черешка, форма прицветников, форма и размеры чашечки, форма лопастей отгиба венчика, относительные размеры длины коробочки, наличие или отсутствие опушения или мучнистого налета на различных частях растения, форма семян (Duby, 1828; Pax, 1889; Федоров, 1952, 1981; Wendelbo, 1961a, b; Valentine, 1962; Valentine, Kress, 1972). При изучении морфологии семян китайских первоцветов под световым микроскопом F. Chen (1940) получил подтверждение секционному делению рода *Primula*.

В систематике растений уже не оспаривается вопрос об эффективности использования признаков скульптуры поверхности семян в качестве диагностических для таксонов разного ранга (Barthlott, 1981). Нами были проведены подобные исследования в семействах *Juncaceae* (Ковтонюк, 1987; Kovtonjuk, 1997) и *Caryophyllaceae* (Ковтонюк, 1994, 1995; Kovtonjuk, 1995) и получены дополнительные диагностические признаки, использование которых позволяет решить ряд спорных вопросов систематики изученных таксонов.

Обзор работ по анатомии семян некоторых представителей сем. *Primulaceae* приведен Е. Н. Немирович-Данченко (1992), именно эта работа послужила стимулом для наших исследований сначала по семенам забайкальских (Ковтонюк, 1997в, г), а затем и всех сибирских видов *Primula*. Е. А. Шараниной (1994) выделены 3 типа первичной скульптуры поверхности семян в роде *Lysimachia*. J. Nasir (1986), изучая семена 22 пакистанских видов *Primula* с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), выделил 3 типа поверхности семян. Ботаники из Индии (Malathi et al., 1988) исследовали с помощью СЭМ семена 9 видов *Primulaceae* и описали скульптуру их поверхности.

В задачи нашего исследования входило изучение скульптуры поверхности семян первоцветов Сибири с помощью СЭМ, выявление новых диагностических признаков и установление их таксономической значимости.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили семена 13 видов рода *Primula*, собранные во время экспедиционных работ в различных регионах Сибири либо взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (NSK, NS), в Гербариях Томского государственного университета (ТК), Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Московского государственного университета (MW) и Пермского государственного университета (PERM).

Изучены следующие виды (указаны образцы, с которых сделаны фотографии, приведенные в статье).

P. cortusoides L.: Республика Алтай, Шебалинский р-н, правый берег р. Катунь около устья р. Куюм, аноним (NSK).

P. sieboldii E. Morren: Читинская обл., около с. Усть-Уров, разнотравные луга по долине р. Уров, 13 VII 1953, Г. Пешкова, М. Бусик (NSK).

P. pallasii Lehm.: юго-восточное побережье оз. Байкал, низовье р. Мишихи в 12 км от устья, № 647, 28 VII 1963, М. Иванова (NSK).

P. macrocalyx Bunge: Республика Алтай, Усть-Коксинский р-и, с. Усть-Кокса, долина р. Катунь, березовый лес с примесью лиственницы, 1000 м над ур. м., 30 VII 1984, И. Артемов (NS).

P. nutans Georgi: Иркутская обл., Слюдянский р-н, с. Тибельти, лесной пояс, на сыром лугу, 11 VIII 1977, А. Киселева, Калашникова (NSK).

P. algida Adams: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, урочище Туерык, прострелово-тонкоиоговая степь на древней морене, 2300 м над ур. м., 26 VI 1982, М. Данилов, В. Доронькин (NS).

P. borealis Duby: Красноярский край, Эвенкийский НО, Байкитский р-н, р. Подкаменная Тунгуска, бассейн р. Чуни, долина Верхней Чунку близ устья р. Самасик, разнотравно-осоковый пойменный луг, 30 VII 1969, И. Соколова (NS).

P. farinosa L.: Восточный Саян, правый берег р. Урик (бассейн р. Ангары), между Аларском и Хужиром, Ожимова осыпь, № 938, 24 VIII 1959, Кривотуленко (NSK).

P. serrata Georgi: Республика Тува, Кызыльский р-н, окр. пос. Целинный, падь, закустаренный разнотравно-болотниковый засоленный луг, № 1901, 18 VII 1975, Е. Короткова, Д. Коновалов (NS).

P. longiscapa Ledeb.: Республика Тува, Овюрский р-н, окр. пос. Саглы, 9 км на восток, долина р. Ихэ-Душиин-Гол, конус выноса валунов, редкий лиственничный лес, 30 VII 1976, Е. Короткова, Т. Полякова (NS).

P. pinnata M. Pop. et Fed.: Западное побережье оз. Байкал, мыс Зундук, осоковое болотце у ручья, № 2159, 11 VIII 1986, Н. Власова (NSK).

P. xanthobasis Fed.: Западный Саян, хр. Куртушибинский, р. Каблыкташ, близ ее устья, разнотравно-осоковое болото, № 2635, 12 VII 1980, Д. Шауло (NS).

P. nivalis Pall.: Республика Тува, Бай-Тайгинский р-н, Западный Саян, окрестности оз. Кара-Холь, хр. Ери-Тайга, 2400 м над ур. м., кочки на берегу ручья в ерниковой тундре, 19 VII 1976, И. Красноборов, В. Грубов (NS).

Предварительно отбирали зрелые, выполненные семена из 3—10 точек ареала с использованием микроскопа МБС-2. Для дальнейшей работы несколько семян одного вида крепили на металлический цилиндр непосредственно с помощью быстросохнущего клея способом касания. Затем цилиндры помещали в установку JFC-1100 для ионного распыления и напыления семян золотом слоем 20—30 нм в течение 30—40 мин. После этого семена просматривали на СЭМ модели JSM-35. Съемку проводили на узкую мелкозернистую пленку при увеличении от 35 до 300 раз. На негативе отмечались приборное напряжение, увеличение, при котором делали съемку, и порядковый номер кадра.

Следует отметить, что у семян изученных видов рубчик лежит на вентральной стороне и мало заметен под световым микроскопом, снимок общего вида семян получен со стороны рафе или антирафе, а фрагмент семени — со срединной части, так как скульптура поверхности семян со стороны рафе и антирафе почти одинакова.

Техническая часть работы на СЭМ выполнена С. В. Летовым (Объединенный институт геологии, геофизики и минералогии СО РАН). С негативов изготовлены черно-белые фотографии форматом 10 × 10 см, что соответствует приборному увеличению. Фотографии отпечатаны инженером ЦСБС В. Н. Кавелиным.

Используемая нами методика более проста по сравнению с предложенной N. Malathi с соавт. (1988), где применялась довольно длительная предобработка семян. Исследователи помещали семена на 24 ч в чистый CCl_4, затем на то же время в Teepol, потом после неоднократного промывания в дистиллированной воде высушивали семена на фильтровальной бумаге; сухие семена монтировали на алюминиевый столик с помощью серебряной краски, затем напыляли золотом и рассматривали под СЭМ. К сожалению, в статье не указано используемое при сканировании увеличение семян.

Результаты и их обсуждение

Все 13 видов *Primula*, произрастающие в Сибири, распределены между 4 секциями. Секция *Cortusoides* Balf. fil. представлена двумя видами, которые относятся к одному ряду *Cortusiformes* Fed.: *P. cortusoides* (европейско-западносибирский вид) и *P. sieboldii* (викарный вид, замещающий *P. cortusoides* в Забайкалье). Семена этой секции по форме угловато-овальные, 1.0—1.5 мм дл. Клетки экзотесты зрелых семян *P. cortusoides* сосочкообразные, по форме блюдцевидные или ямчатые, их наружные периклинальные стенки вогнутые, тогда как антиклинальные стенки более жесткие, плотно прилегающие друг к другу и образующие высокий край, границы клеток при этом не видны (табл. I, *1*; II, *1*). У *P. sieboldii* клетки экзотесты сосочкообразные, верхушка сосочков втянутая, складчатая, что является отличительным признаком семян этого вида (табл. I, *2*; II, *2*). Для обоих видов характерны погруженные, неразличимые границы клеточных стенок, тип поверхности семян можно охарактеризовать как сосочкообразный.

К секции *Primula* относятся 2 вида из Сибири: *P. pallasii* (ряд *Elatiores* Fed.) и *P. macrocalyx* (ряд *Veres* Fed.). Семена у них неправильно угловатые, 1.8—2.3 мм дл.

(табл. I, *3*, *4*). У *P. pallasii* клетки экзотесты округло-овальные, выпуклые, с запавшей верхней частью наружных периклинальных стенок, при этом границы антиклинальных стенок видны на снимке (табл. II, *3*). У *P. macrocalyx* клетки экзотесты также выпуклые, но наружные периклинальные стенки западают в виде складок и границы антиклинальных стенок не видны на снимке (табл. II, *4*). Тип поверхности семян обоих видов мелкоямчатый. Четко различить эти два близких вида только по семенам затруднительно.

Секция *Aleuritia* Duby представлена в Сибири 7 видами: *P. nutans*, *P. algida*, *P. borealis*, *P. farinosa*, *P. serrata*, *P. longiscapa* и *P. pinnata*. Семена видов этой секции варьируют по форме от овальных до угловатых (табл. III). Внутри данной секции Ан. А. Федоров (1952) выделил 4 ряда, взяв за основу морфологические признаки вегетативных и генеративных органов, при этом 3 вида (*P. nutans*, *P. algida* и *P. borealis*) относятся к 3 рядам (*Sibiricae* Fed., *Algidae* Fed. и *Boreales* Fed.). Остальные 4 вида (*P. farinosa*, *P. serrata*, *P. longiscapa* и *P. pinnata*) объединены в ряд *Fariniferae*.

У *P. nutans* (табл. III, *1*; IV, *1*) семена около 1 мм дл. Клетки экзотесты угловатые, их периклинальные стенки слегка вогнутые, антиклинальные стенки более жесткие, плотно прилегающие друг к другу, образующие невысокий край, что создает мелкосетчатый или ретикулярный тип поверхности семени, границы клеток при этом не видны.

Семена *P. algida* (табл. III, *2*; IV, *2*) 0.5—0.8 мм дл. Периклинальные стенки клеток эпидермы зрелых семян запавшие, частично вогнутые, их края создают нечеткий извилистый рельеф поверхности семени, нет четких границ антиклинальных стенок, они прослеживаются с трудом. Тип поверхности семени извилисто-сетчатый или ретикулярный.

У *P. borealis* (табл. III, *3*; IV, *3*) семена мелкие, около 0.5 мм дл., скульптура поверхности семени весьма своеобразна. Периклинальные стенки клеток наружной эпидермы в виде небольших папилл с запавшей срединной частью, их контуры образуют на поверхности семян хорошо заметные кольца, антиклинальные стенки четкие, слабоизвилистые, тип поверхности семени ретикулярный.

Семена вида *P. farinosa* (табл. III, *4*; IV, *4*), принадлежащего ряду *Fariniferae*, Федоров (1952: 162) охарактеризовал как «яйцевидные до обратноугловатых, с поверхности с мелкими пупырышками». Семена 0.7—1.0 мм дл., периклинальные стенки выпуклые, их верхушки частично запавшие, границы клеток нечеткие, антиклинальные стенки погруженные, иногда видны на снимке. Тип поверхности семени папиллярный.

У *P. serrata* (Табл. III, *5*; IV, *5*) скульптура поверхности семени сходна с таковой у *P. nutans*, хотя эти виды принадлежат разным рядам, однако семена у *P. serrata* в 2 раза мельче, около 0.5 мм дл. Периклинальные стенки вогнутые, антиклинальные стенки более жесткие, плотно прижатые, образующие невысокий валик, что создает мелкосетчатый или ретикулярный тип поверхности семени.

У третьего вида этого ряда — *P. longiscapa* (табл. III, *6*; IV, *6*) семена 0.5—0.7 мм дл. Периклинальные стенки слегка вдавленные, их верхушки запавшие, образующие иногда кольца или разорванные круги, антиклинальные стенки более жесткие, плотно прилегающие друг к другу, немного извилистые, тип поверхности семени ретикулярный.

Семена *P. pinnata* (табл. III, *7*; IV, *7*) 0.5—0.7 мм дл. Клетки наружной эпидермы округлые, периклинальные стенки вдавленные, их верхушки запавшие, антиклинальные стенки более жесткие, плотно прилегающие друг к другу, образующие хорошо заметный край, границы клеток не видны, что создает ямчато-ретикулярный тип поверхности семени.

В секции *Crystallophlomis* Rupr. два вида — *P. nivalis* и *P. xanthobasis* оба они относятся к ряду *Nivales* Fed. Семена видов этой секции резко отличаются от семян других сибирских первоцветов, они в 2—4 раза крупнее, 1.7—2.2 мм дл. (табл. I, *5*, *6*). Тип поверхности семян папиллярный. Периклинальные стенки клеток эпидермы выпуклые, вытянутые в виде полупрозрачных светло-бурых папилл, хорошо заметных по периметру семени, со временем папиллы лопаются и слущиваются, их верхушки могут быть смятыми.

Проведенное исследование показало, что первоцветы Сибири отличаются друг от друга скульптурой поверхности семян и формой клеток экзотесты и эти признаки являются дополнительными диагностическими признаками в систематике рода *Primula*. Форма семени зависит от местоположения в коробочке и может варьировать от округлой до угловатой, следовательно, этот признак не является таксономически значимым. Разнообразие типов поверхности семян в секции *Aleuritia* свидетельствует скорее всего о гетерогенном происхождении самой этой секции, о ее сборном характере. Эволюция семян шла, вероятно, в направлении увеличения поверхности семян за счет ее расчленения, и тогда секцию *Crystallophlomis* следует рассматривать как наиболее продвинутую среди рассмотренных секций рода *Primula*. Внутри секции *Aleuritia* более древними видами можно считать *P. nutans*, *P. serrata*, поверхность семян которых более сглаженная. А для более молодых видов этой секции — *P. farinosa*, *P. borealis* и *P. pinnata* — характерна рельефная поверхность семян. *P. farinosa* — весьма вариабельный вид по морфологическим признакам, что тоже косвенно говорит о его относительно молодом происхождении. Выделенные в роде *Primula* Федоровым (1952) внутрисекционные ряды, с учетом морфологии листьев, чашечки, соцветия, не всегда совпадают с данными о скульптуре поверхности семян сибирских видов. Исследования скульптуры поверхности семян рода *Primula* необходимо продолжить на материале, охватывающем более широкий ареал, с тем чтобы уточнить систему рода *Primula*.

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного гранта «Структурно-динамическая организация и методология устойчивого использования биологического разнообразия Сибири» ИГ СО РАН-97 № 17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ковтонюк Н. К. Род *Luzula* (*Juncaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1397—1400.

Ковтонюк Н. К. Структура поверхности семян сибирских *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 48—51.

Ковтонюк Н. К. Структура поверхности семян сибирских видов рода *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 98—101.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Primulaceae* — Примуловые // Флора Сибири. *Pyrolaceae* — *Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997а. Т. 11. С. 30—47.

Ковтонюк Н. К. История изучения систематики рода *Primula* L. в Сибири // Состояние и перспективы развития гербариев Сибири: Тез. докл. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Л. П. Сергиевской (Томск. 8—9 апр. 1997 г.). Томск, 1997б. С. 52—54.

Ковтонюк Н. К. Структура поверхности семян в систематике забайкальских видов *Primula* L. // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья: Материалы Междунар. конф. (11—12 нояб., 1997 г.). Чита, 1997в. С. 41—43.

Ковтонюк Н. К. О байкальском эндемике *Primula pinnata* M. Pop. et Fed. // Там же. 1997г. С. 39—40.

Коробков А. А. *Primulaceae* Vent. — Первоцветные // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 160—192.

Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Primulaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 65—70.

Федоров Ан. А. Первоцвет — *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 111—202.

Федоров Ан. А. Первоцвет — *Primula* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 66—73.

Шаранина Е. А. Разнообразие ультраскульптуры поверхности семян в роде *Lysimachia* (*Primulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 13—20.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Chen F. H. A study of *Primula* seeds with reference to the criteria of sections // Bull. Fan Memorial Inst. Biol. 1940. Vol. 10. N 2. P. 69—81.

Duby J. E. Botanicon Gallicum. Paris, 1828. Vol. 1. P. 382—384.

Kovtonjuk N. K. Evolution of seed surfaces in some *Juncaceae* and *Caryophyllaceae* // The evolution of plant architecture. Abstracts. Linnean Society. London; Kew, UK. 1995. P. 19—20.

Kovtonjuk N. K. Evolution of seed surfaces in some *Juncaceae* from Siberia // Proceedings of Intern. Confer. on plant anatomy and morphology. St. Petersburg, 1997. P. 71—72.

Malathi N., Chandraiah M., Reddy K., Bahadur B. SEM studies of seed microcharacters in some *Primulaceae* // Indian J. Bot. 1988. Vol. 11. N 2. P. 103—108.

Nasir J. Y. Seed studies in the *Primula* species (*Primulaceae*) found in Pakistan with special reference to taxonomy // Wildenowia. 1986. Vol. 15. P. 475—483.

Pax F. A. Monographische ubersicht uber die Arten der Gattung *Primula* // Bot. Jahrb. Syst. 1889. Bd 6. S. 75—241.

Valentine D. H. Sections and genera in the *Primulaceae* // Taxon. 1962. Vol. 11. N 3. P. 71—74.

Valentine D. H., Kress A. Primula L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 15—20.

Wendelbo P. Studies in *Primulaceae* II. An account of *Primula* subgenus *Sphondylia* with a review of the sub-division of the genus // Univ. Bergen. Arbok. Mat. Naturv. Ser. 1961a. Vol. 11. P. 1—31.

Wendelbo P. Studies in *Primulaceae* III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology // Univ. Bergen. Arbok. Mat. Naturv. Ser. 1961b. Vol. 19. P. 5—30.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск
E-mail: root@botgard.nsk.su

Получено 10 XI 1997

SUMMARY

Using SEM, the structure of seed surface in 13 Siberian species belonging to four sections of the genus *Primula* has been studied. It has been established that the shape of exotesta cells is a diagnostic feature at the section level.

УДК 069.51 : 582.751

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© V. V. Byalt

THE LIST OF TYPE SPECIMENS FROM THE FAMILY *CRASSULACEAE*, KEPT IN THE HERBARIUM OF ST. PETERSBURG FOREST ACADEMY (KFTA)

В. В. БЯЛТ. СПИСОК ТИПОВЫХ ОБРАЗЦОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА *CRASSULACEAE*, ХРАНЯЩИХСЯ В ГЕРБАРИИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОЙ ЛЕСОТЕХНИЧЕСКОЙ АКАДЕМИИ (KFTA)

A list of the authentic specimens (isotypes and isosyntypes) of specific and infraspecific taxa of African, American and Eurasian *Crassulaceae* preserved in the Herbarium of the St. Petersburg Forest Academy (KFTA) is given.

Key words: authentic specimens, *Crassulaceae*, KFTA.

This paper contains a list of type specimens of specific and infraspecific taxa published up to 1997 and kept in the Herbarium of St. Petersburg Forest Academy (KFTA). This list includes taxa, described from Eurasia, North America and Africa.

The exact date of the Herbarium's of Forest Academy foundation is not known, exept it was established within the first two decades of the XIX century. Currently, it is the one amongst the oldest in a whole Russia. Actually, Herbarium contains about 160—200 thousand specimens from all over the world. Many collections of such collectors as И. П. Бородин, Н. А. Буш, фон Графф, Л. А. Иванов, Н. А. Монтеверде, Н. И. Пуринг, В. Н. Сукачев, В. А. Траншель, С. К. Федосеев, Ю. Д. Цинзерлинг, А. П. Шенников

a. o. (from territory of former Russian Empire); В. Ф. Карвинский, Р. Т. Траутфеттер, K. Baenitz, P. Baron, J. Bornmüller, W. Curtis, J. Debeaux, C. Holst, C. G. Pringle, F. Schlechter, P. Sintenis, V. Tineo, A. Toepffer a. o. (from Western Europe, Asia, Africa, North and Southern America, New Zealand) are presented.

While making critical revision *Crassulaceae* collections in this Herbarium, I have found some authentic specimens (isotypes and isosyntypes) of *Crassulaceae*. As to my knowledge, the fact that authentics were found in Herbarium of St. Petersburg Forest Academy is badly known for taxonomists and other botanists. That is why, it seems desirable to publish this list.

The type specimens preserved at KFTA are listed in an alphabetical order according to basionyms. For each taxon presented in the list, the following data are given: (a) the scientific name, (b) the original place of publication, (c) the complete type locality, as given in the original description, (d) categories of types, (e) the original label of authentic specimens and (f) short notes (in several cases).

Modern scientific names and synonyms are not given.

Cotyledon parviflora Hemsl. var. *squamulosa* S. Wats. 1887, Proc. Amer. Acad. Sci. 22:473.

Isotype: «731, *Sedum squamulosum*, Watson, n. sp. Plantae Mexicanae. State of Chihuahua. d. Cool slope: Portero Peak. 9, October 1886, C. G. Pringle».

After protologue: «*Cotyledon parviflora*, Hemsl. var. (?) *squamulosa*. — On cool slopes or in the thin soil of ledges, on the Portero and Mapula Mountains, twenty miles south of Chihuahua (731 Pringle, October 1886); distributed as *Sedum squamulosum*».

Crassula rubicunda Harv. var. *parvisepala* Schönl. 1929, Trans. R. Soc. S. Afr. 17:231.

Cf. H. Tolken (1985) the lectotype of this variety is Wilms, 538.

C. wilmsii Diels, 1907, Bot. Jahrb. Syst. 39:464. — *C. wilmsiana* Diels in Herb. KFTA MS, nom. nud.

Isotype: «*Crassula wilmsiana* Diels, sp. nov. Habitat republic. Transvaal. District Lydenburg. Bei der Stadt Lydenburg. Dec. 1894, leg. Dr. F. Wilms, No. 538».

After protologue: Transvaal: bei Lydenburg (Wilms n. 538. — Bluhend im Dezember 1890. — Herb. Berol. !).

Note. Also it is Isolectotype for *Crassula rubicunda* Harv. var. *parvisepala* Schönl.

Kalanchoe crenata (Andr.) Haw. var. *collina* Engl. 1895, Pflanzenwelt Ost-Afr. C:189.

Isolectotype: «C. Holst, Flora von Usambara. No. 8907. Kwa Mshuza Steppenbusch. [5] VIII 1893. Determ. Engler».

Isosyntype: «C. Holst, Flora von Usambara. No. 8843 Maschaua Steppenbusch. VIII 1893. Determ. Engler».

After protologue: «Bis 2 m hohe in Lichtungen des Buchlandes, oft grosse Kompexe bildend, bis 2200 m».

Note. Cf. Wickens (1987), Holst's specimen no. 8907 is lectotype of this variety (B, lecto).

Sedum aetnense Tin. 1842, in Guss. Syn. Pl. Sic. 2:826.

Isotype: «*Sedum aetnense* Tin., Tineo».

After protologue: «In lapidosis vulcanicis; Etna a Nicolosi sotto le chiuse (Tin.)».

S. diffusum S. Wats. 1890, Proc. Am. Acad. Sci. 25:148.

Isosyntype: «No. 2509. *Sedum diffusum*, Watson, n. sp. Plantae Mexicanae. State of Nuevo Leon. Dry limestone ledges, Sierra de la Silla. May 28, 1889. C. G. Pringle».

After protologue: «On dry limestone ledges in the Sierra de la Silla near Monterey; May and June, 1889 (n. 2273, 2509)».

S. jaliscanum S. Wats. 1890, Proc. Amer. Acad. Sci. 17 : 148.

Isosyntype: «No. 2451. *Sedum jaliscanum* Watson, n. sp. Plantae Mexicanae. State of Jalisco. Shaded mossy rocks near Guadalajara, 23, September 1889 C. G. Pringle».

After protologue: «On shaded mossy rocks near Guadalajara; September and October, 1889 (N 2192, 2451)».

S. pringlei S. Wats. var.? *minus* Robinson et Seaton, 1893, Proc. Amer Acad. Sci. 28 : 105.

Isotype: «N 4240. *Sedum pringlei*, Watson, var.? *minus*, Rob. et Sea., n. var. Plantae Mexicanae, State of Mexico. Bare earth, summit of the Nevado de Toluca, C. G. Pringle. 6, September 1892».

After protologue: «Bare earth, summit of the Nevado de Toluca, September, 1892 (N 4240)».

S. soluntinum Tin. 1842, in Guss. Syn. Pl. Sic. 2 : 827.

Isosyntype (?): «*S. soluntinum* Tin. Palermo [Tineo]».

After protologue: «In rupibus, et in collibus calcareis; Bagheria ai Sondachelli, e sopra il Belvedere di Valguarnera (Tin.)».

S. telephium L. var. *tarnense* Rouy et Camus, 1901, Fl. France, 7 : 104. — *Anacampseros tarnensis* Sudre in Herb. KFTA, nom. nud.

Isosyntype: «*Anacampseros tarnensis* Sudr. France — Tarn: Durfort. In rup. graniticis. 8.[18]98, Coll. H. Sudre. Ex Dr. C. Baenitz. — Herbarium Europaeum».

After protologue: «Tarn: Gorges de Durfort (Sudre): Hautes — Pyrenees: Cauterets (Sudre); etc.».

S. tuberculatum Rose, 1897, Contr. US Natl. Herb. 5 : 143.

Isosyntype: «N 6141. Plantae Mexicanae. State of Oaxaca. Cold banks, Clavellinas Mts., 9000 ft. 27, October 1894».

After protologue: «Collected by Mr. E. W. Nelson, 18 miles south west of the city of Oaxaca, altitude between 2472 to 3117 m. September 10 to 20, 1894 (N 1329), also by Mr. C. G. Pringle (nos. 602, 6141) Oaxaca 1894».

Tilleastrum pringlei Rose, 1903, Bull. N. Y. Bot. Gard. 3, 9 : 2.

Isotype: «C. G. Pringle, No. 6517, *Tillaea viridis* Wats.? Plantae Mexicanae. Federal District, Damp soil., Serrania de Ajusco, 10.000 ft. Sept. 1896».

After protologue: «Collected by C. G. Pringle, September, 1896, Serrania de Ajusco, Federal District, Mexico (N 6517)».

LITERATURE CITED

Tolken H. R. Crassulaceae DC. // Flora of Southern Africa / Ed. by O. A. Leistner. Pretoria, 1985. Vol. 14. P. 1—144.

Wickens G. E. Crassulaceae DC. // Flora of Tropical East Africa. Rotterdam; Boston, 1987. P. 1—66.

Komarov Botanical Institute
Rus Ac Sci
St. Petersburg
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru

Received 19 VI 1997

РЕЗЮМЕ

В статье приводится список автентичных образцов ряда таксонов из сем. *Crassulaceae* DC., описанных до 1997 г. и хранящихся в Гербарии Санкт-Петербургской лесотехнической академии (KFTA). Факт наличия типовых материалов в KFTA малоизвестен широкому кругу

систематиков как за рубежом, так и в России, поэтому публикация списка может представлять интерес не только для специалистов, работающих с толстянковыми, но и для более широкого круга систематиков. Очевидно, что в KFTA имеются типовые материалы для таксонов из других групп растений. Кроме того, из приведенного списка ряд изотипов отсутствует в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) (например, *Crassula wilmsii* Diels или *Sedum aetnense* Tin.), что еще больше повышает научное значение данной коллекции.

В списке представлена следующая информация: а) научное название таксона в соответствии с базионимом; б) место публикации таксона; в) категория типа; г) полная цитата этикетки; д) цитата из протолога, относящаяся к типу таксона; е) краткие комментарии (в ряде случаев). Синонимика и современные научные названия не приводятся.

УДК 069.51 : 582 (571.6) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© **А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова**

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ГЕРБАРИЯ БИОЛОГО-ПОЧВЕННОГО ИНСТИТУТА ДВО РАН (VLA). К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ЕГО ОСНОВАНИЯ

A. E. KOZHEVNIKOV, Z. V. KOZHEVNIKOVA. CURRENT STATE AND PERSPECTIVES OF DEVELOPMENT OF HERBARIUM OF THE INSTITUTE OF BIOLOGY AND SOIL SCIENCE, FAR EASTERN BRANCH OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES (VLA); TOWARD 80TH ITS ANNIVERSARY

Сообщается о современном состоянии крупнейшего на Дальнем Востоке России Гербария Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA). В Гербарии сформированы Сектор сосудистых растений и Сектор низших растений, грибов и мохообразных; общее количество коллекций в них составляет соответственно 505 618 и 91 500 условных единиц хранения. С 1991 по 1997 г. в Гербарий поступило 110 коллекций сосудистых растений с общим объемом 35 659 листов. Отмечено, что обеспечение нормального функционирования крупных региональных гербариев страны есть одно из важнейших условий успешного осуществления проекта «Флора России».

Ключевые слова: гербарий, VLA.

Проблема изучения и сохранения биоразнообразия, осознанная на исходе XX столетия мировым сообществом как один из основных факторов выживания и устойчивого развития человечества, связана самым тесным образом с сохранением и развитием естественно-исторических коллекций, в частности гербариев, которые служат одним из важнейших и незаменимых источников получения достоверной и практически неисчерпаемой информации о биоразнообразии. Гербарные коллекции, отвечающие основным критериям научных коллекций, являются национальным достоянием государства (Павлинов, Россолимо, 1992). При правильном хранении их научная ценность со временем только возрастает (Скворцов, 1977). Проходя через руки поколений ботаников, они обеспечивают непосредственную преемственность научного познания. Воистину, «гербарий (herbarium) превыше любого изображения и необходим любому ботанику» (Линней, 1989 : 14), представляя необходимую основу для любого научного исследования флористико-систематического и ботанико-географического характера.

Гербарий Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ) — самый старый на российском Дальнем Востоке (РДВ), был основан в 1916 г. ученицей В. Л. Комарова Е. Н. Клобуковой-Алисовой при активном участии известного ботаника И. К. Шишкина. История зарождения Гербария и основные этапы его развития до 1973 г. освещены в работах И. Т. Васильченко и Л. И. Васильевой (1975), а также Д. П. Воробьева (1975), который провел первый учет коллекций (по состоянию на 1 января 1973 г. всего было 90 742 учтенных и свыше 1000 смонтированных листов, в том числе собственно дальневосточного гербария — 69 788 листов и 1200 листов, подготовленных к инсерации).

Развитие Гербария БПИ в период 1973—1990 гг. подробно освещено в работах С. С. Харкевича (1982, 1988, 1992), который был его научным куратором в период с 1973 по 1989 г. и ввел новое название — Дальневосточный региональный гербарий БПИ. В 1973—1990 гг. объем основных фондов Гербария составлял 273 523 листов, в том числе 231 583 — собственно дальневосточных растений, 32 000 — с территории бывшего СССР (исключая РДВ) и 9 540 — из стран «дальнего зарубежья». С 1974 г. по настоящее время Гербарий БПИ имеет акроним международной регистрации — VLA (Index Herbariorum, 1990).

В 1993 г. по богатству коллекций сосудистых растений (400 000 листов) Гербарий VLA занимал 5-е место в России (всего в 1993 г. в России было более 175 гербариев, коллекционные фонды которых оценивались в 15 120 000 листов по сосудистым растениям) и 2-е место в ее азиатской части — после старейшего в Сибири Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (470 000 листов). Все вышеперечисленные сведения относятся только к коллекциям сосудистых растений, так как полная инвентаризация обширных коллекций по низшим растениям, грибам и мохообразным, хранящимся в Отделе ботаники БПИ, не проводилась.

В 1996 г. в связи с организационно-структурными преобразованиями в институте и значительным объемом коллекционных фондов все коллекции Отдела ботаники были выделены в самостоятельное подразделение с научно-техническим персоналом и куратором (руководителем группы) для его обслуживания (всего 6 человек) — Гербарий БПИ ДВО РАН (VLA), состоящий из 2 секторов, соответствующих профилю 2 лабораторий отдела: 1) низших растений, грибов и мохообразных и 2) сосудистых растений. Некоторые результаты предварительной ревизии и развития Гербария БПИ в 1991—1996 гг. в связи с его реорганизацией и 80-летним юбилеем были опубликованы З. В. Кожевниковой (1997), которая с 1996 г. осуществляет научное курирование Гербария.

В настоящее время Гербарий БПИ имеет следующую структуру и фонды (по состоянию на 1 января 1998 г.). Коллекционные фонды сектора сосудистых растений (505 618 листов) разделены на основные, специальные, обменные и резервные.

Основные фонды (всего 296 620 инсерированных и доступных для изучения листов гербария) включают в себя отделы с коллекциями: 1) по Дальнему Востоку РФ (251 676 листов); 2) по РФ и ближнему зарубежью (т. е. территория бывшего СССР), без РДВ (34 061); 3) по регионам и странам мира (10 883).

Специальные фонды (всего 3425 листов) содержат: 1) типовой гербарий (569 листов — типовые материалы и аутентики, за редким исключением все с территории РДВ); 2) цитологический гербарий (2856 листов — гербарные образцы с территории РДВ, подтверждающие определенные числа хромосом).

Обменные фонды (всего 173 573 листа) содержат: 1) эксикаты РДВ (125 000 листов); 2) дублеты РДВ (48 573 листа).

Резервные фонды (всего 32 000 листов), которые объединяют коллекции, находящиеся в стадии первичной обработки.

Фонды сектора низших растений, грибов и мохообразных (всего 91 500 условных единиц хранения — листов, проб, пакетов) разделены на основные и резервные. Основные фонды (81 500) включают в себя коллекции: 1) водорослей (8000), 2) лишайников (25 000), 3) грибов (35 000), 4) мохообразных (13 500). Резервные фонды включают в себя 10 000 единиц хранения. (Сведения по сектору низших растений, грибов и мохообразных имеют предварительный характер и будут уточнены после проведения детальной ревизии).

Таким образом, общий объем гербария VLA составляет 597 418 условных единиц хранения (листов, проб, пакетов).

С 1973 по 1990 г. учет поступающего материала велся по спискам видов для каждой коллекции, передаваемой коллекторами (номера коллекций 1—550). В список заносились название каждого вида, пункт сбора образца, дата сбора, фамилия коллектора, число листов (Харкевич, 1992). С 1991 г. учет ведется преимущественно путем составления рефератов (иногда дополняемых списками), отражающих количество образцов, поступающих в основной и обменный фонды по различным регионам. Кроме того, все поступления в основные фонды (инсерации) отражаются в специальной картотеке. В 1973—1997 гг. в Гербарии БПИ учтено и проинсерировано 660 коллекций, в том числе в течение последних 7 лет (1991—1997 гг.) принято 110 коллекций.

Ниже приведен обзор этих коллекций, поступивших в Гербарий с начала 1991 г. до конца 1997 г. от различных учреждений и отдельных коллекторов (рефераты № 1 (551)—110 (660)). Перечислены коллекции, включающие в себя 10 и более листов. Меньшие по числу листов коллекции и отдельные листы приведены в рубрике «Разные источники». По каждой коллекции указывается ее номер регистрации (реферата), кем передана, а также общее число листов в коллекции и общее число листов, включенных в основные фонды и специальные коллекции VLA.

Амурская обл. А. Е. Кожевников — № 2 (2500/1015); В. М. Старченко, М. Х. Ахтямов, И. И. Шаповал — № 33 (20/20); С. Г.Кудрин — № 35 (23/23), № 36 (22/22), № 73 (194/136), № 78 (40/40); В. П. Селедец, Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, В. М. Старченко — № 52 (161/161); М. Х. Ахтямов — № 84 (16/16); В. М. Старченко, Э. В. Бойко, Ильиных — (11/11). *Разные источники*: 34 листа.

Магаданская обл. В. В. Якубов — № 10 (58/39); С. С. Харкевич, Т. Г. Буч — № 24 (5105/1171), № 29 (112/52); А. В. Галанин, А. В. Беликович — № 26 (571/353), № 30 (37/37), № 105 (527/527), № 108 (391/221), № 109 (85/72); В. Ю. Разживин — № 31 (72/72); А. Н. Беркутенко и др. — № 32 (45/45), № 39 (105/105); О. А. Мочалова, М. Г. Кузнецова — № 79 (79/79); Н. С. Павлова — № 89 (79/69); Н. С. Павлова, В. В. Якубов — № 90 (22/18); А. Н. Беркутенко, М. Г. Хорева — № 102 (18/18). *Разные источники*: 7 листов.

Камчатская обл. Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, В. П. Селедец — № 55 (102/102), № 104 (21/21); О. А. Чернягина, А. В. Ртавский, А. Т. Сметанин — № 62 (300/300); В. В. Якубов — № 63 (6000/4000); А. Г. Крылов — № 66 (150/20); А. Сметанин — № 75 (14/14); Н. С. Павлова — № 88 (20/20).

Хабаровский край. А. Е. Кожевников — № 6 (2262/1199 — сборы из Буреинского заповедника), № 14 (128/72); В. Ю. Баркалов — № 7 (21/21); Л. Н. Авдошина — № 13 (10/10); В. Д. Небайкин — № 44 (43/43), № 61 (40/40); А. Т. Терлецкая, Л. А. Антонова — № 60 (40/40). *Разные источники*: 47 листов.

Приморский край. Н. А. Шаульская — № 4 (43/37); Л. М. Тимашева, Н. А. Михалева — № 12 (148/148); С. С. Харкевич, Т. Г. Буч — № 25 (2448/526); А. А. Таран — № 28 (1313/1313); Т. И. Нечаева — № 37 (750/750); Т. И. Нечаева и др. — № 42 (88/83); Н. С. Пробатова, В. П. Селедец — № 20 (139/139), № 41 (31/31); Н. С. Пробатова, В. П. Селедец, Э. Г. Рудыка, Г. М. Гуларьянц — № 43 (105/105), № 56 (642/642); Н. С. Пробатова, В. П. Селедец, Э. Г. Рудыка — № 51 (212/212); Я. И. Леликов — № 65 (107/107); В. Т. Лапенко, Я. И. Леликов — № 74 (16/16), № 106 (180/180); Н. С. Павлова, В. Ю. Баркалов — № 70 (56/50); Н. С. Павлова, В. А. Недолужко — № 77 (558/558), № 82 (43/35); Н. С. Павлова — № 71 (107/107), № 80 (13/10); И. А. Нестерова — № 72 (32/32), № 91 (10/10); В. А. Недолужко — № 83 (24/24); А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова — № 85 (163/143), № 87 (209/111), № 92 (36/19); А. Е. Кожевников — № 93 (47/33); T. Shimizu, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова, H. Nakai, M. Shirai, T. Kitabatake — № 94 (625/620). *Разные источники*: 357 листов.

Сахалинская обл. *Учреждения*: Ботанический сад Хоккайдского университета (Япония) — № 100 (73/73); Тартусский государственный университет — № 38 (97/97); *Отдельные лица*: В. Ю. Баркалов — № 9 (15/15); Н. С. Пробатова, В. П. Селедец, Э. Г. Рудыка — № 53 (115/115); Н. С. Пробатова, В. П. Селедец — № 54 (156/156); Н. С. Павлова, А. А. Булавский, К. В. Горобец — № 58 (1044/650); Н. С. Павлова, А. В. Выборнов, С. Ю. Хрыстенко, П. В. Рудакова — № 59 (924/680); Ю. Н. Журавлев, М. В. Илюшко — № 98 (1102/1039). *Разные источники*: 30 листов.

Коллекции из нескольких субрегионов РДВ. А. Н. Луферов — № 4 (121/114 — Хабаровский край, Приморский край); С. В. Осипов — № 8 (292/156 — Амурская обл., Хабаровский край), № 34 (29/29 — Амурская обл., Приморский край); В. П. Селедец, Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка — № 18 (78/72 — Амурская обл., Приморский край); В. А. Недолужко, В. Н. Стародубцев, А. П. Добрынин, М. Н. Абанькина — № 22 (50/50 — Сахалинская обл., Приморский край); В. А. Недолужко, В. Н. Стародубцев, А. П. Добрынин, М. Н. Абанькина, С. Б. Гончарова, Л. М. Пшенникова, В. М. Урусов — № 86 (20/20 — Сахалинская обл., Приморский край); Э. Г. Рудыка — № 57 (92/92 — Амурская обл., Приморский край).

Россия и сопредельные государства (в пределах бывшего СССР). Учреждения: ГБС — № 1 (128/128), № 11 (184/184); БИН — № 67 (50/50), № 68 (90/90), № 96 (38/38), № 97 (100/100); Институт ботаники АН Республики Казахстан — № 23 (192/192); Институт экспериментальной ботаники АН Республики Беларусь (Минск) — 23/23. *Отдельные лица*: Н. С. Пробатова, В. П. Селедец — № 17 (105/96), № 19 (239/200); Н. С. Пробатова, В. П. Селедец, Э. Г. Рудыка — № 103 (249/249); С. С. Харкевич — 48/48; С. Г. Кудрин — № 40 (88/88).

Регионы и страны мира («Дальнее зарубежье»).

США. *Учреждения и вузы.* Гарвардский университет (США) — № 5 (99/99); Массачусетский университет (США) — № 15 (145/145), № 76 (154/154); Университет штата Аляска (США) — № 16 (244/244); Гербарий Carnegie Museum (США) — № 46 (49/49).

Япония. *Учреждения.* Ботанический сад Хоккайдского университета — № 100 (81/81). *Разные источники*: 5 листов.

КНР. *Учреждения*: Национальный гербарий Института ботаники (Китай) — № 81 (100/100). *Разные источники*: 2 листа.

КНДР. *Учреждения*: БИН — № 45 (214/214). *Отдельные лица*: В. П. Селедец — № 49 (183/183).

Швейцария. Ю. И. Манько, Г. А. Гладкова — № 48 (15/15).

Болгария. Н. С. Пробатова, В. П. Селедец — № 47 (38/38).

Индия, Шри-Ланка. Н. С. Пробатова, В. П. Селедец — № 50 (122/122).

Австрия. Л. В. Васильева — № 69 (7/7).

Динамика общих поступлений гербарного материала за последние 7 лет отражена в таблице. При сравнении с результатами ревизий 1973 г. (Воробьев, 1975) и 1990 г. (Харкевич, 1992) видно, что темпы общего роста (с учетом всех категорий фондов) сектора сосудистых растений Гербария заметно снизились. В период 1973—1990 гг. они составили в среднем около 18.9 тыс. листов в год (за 18 лет фонды увеличились с 90 742 до 431 567 листов, т. е. поступило 340 825 единиц хранения), а в период 1991—1997 гг. — около 10.6 тыс. листов в год (за 7 лет фонды увеличились на 74 051 лист). Темпы роста дальневосточных коллекций в основных фондах Гербария составили соответственно около 8.9 (фонды увеличились с 70 988 до 231 583 листов) и 2.7 тыс. листов в год (фонды увеличились с 231 583 до 251 676 листов).

За последние годы на базе сектора сосудистых растений созданы и развиваются специальные гербарии — цитологический и типовых образцов. Цитологическая коллекция насчитывает на 1 января 1998 г. 2 856 образцов, собранных преимущественно на РДВ и подтверждающих достоверность определения соматических чисел хромосом для 781 вида растений. Коллекция типовых образцов (типов, синтипов, паратипов, топотипов и аутентиков) на 1 января 1998 г. представлена 529 листами (250 видов). Предполагается создать коллекцию образцов плодов и семян (преимущественно крупных и сочных), дополняющие гербарные образцы, помещенные в основные фонды.

Гербарий БПИ достойно выполняет роль регионального центра хранения научной информации. На его базе завершена подготовка фундаментальной коллективной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996, тт. 1—8). Как показал опыт подготовки, основные коллекции по сосудистым растениям РДВ сосредоточены в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Главного ботанического сада РАН (г. Москва, MHA), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) и БПИ ДВО РАН (VLA). Гербарий БПИ обладает наиболее представительной коллекцией по флоре этого региона (Кожевников, 1997).

Пополнение фондов гербария БПИ ДВО РАН (VLA)
с 1991 по 1997 г.
(согласно рефератам № 1—110 по гербарным коллекциям)

Год	Число рефератов	Число листьев		
		общее	для фондов	дублетов и эксикат
1991	24	12839	5674	7165
1992	7	4601	2401	2200
1993	4	117	117	—
1994	10	1538	1538	—
1995	20	10365	7727	2638
1996	9	702	508	194
1997	36	5497	5072	425
Всего:	110	35659	23037	12622

Тем не менее список видов сосудистых растений, известных с территории РДВ (согласно т. 1—8 сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока») и отсутствующих в фондах VLA, по состоянию на 1 января 1998 г. содержит 367 таксонов. В 1990 г. список «недостающих» растений включал в себя около ста наименований (Харкевич, 1992). Общими для современного и предшествующего списков на сегодняшний день являются 43 таксона. Таким образом, предыдущий список сократился до 43 таксонов за счет пополнения коллекционных фондов новыми материалами и критического пересмотра таксономического состава флоры региона (19 таксонов исключены в результате проведенных исследований).

Значительное увеличение современного списка связано в первую очередь с полной ревизией дальневосточной флоры, проведенной авторами сводки «Сосудистые растения ...» в период с 1980 по 1995 г. В результате этой ревизии выявлено много новых для науки и региона видов, значительная часть которых представлена единичными листами, хранящимися в различных гербариях страны. Следует отметить, что из упомянутых 367 таксонов 40 относятся к категории так называемых «сомнительных» (известных только по литературным источникам, отсутствующих в отечественных гербариях, неясных в систематическом отношении); 71 — заносные виды, представленные на территории региона обычно уникальными или единичными листами; 84 — эндемики (преимущественно узколокальные); 24 — виды гибридного происхождения.

В настоящее время на базе VLA идет подготовка аналогичной региональной сводки «Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока» (Т. 1, 2. 1990, 1991; с 1995 г. — «Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России». Т. 3, 4). Коллекционные материалы сектора сосудистых растений в обязательном порядке должны быть использованы при выполнении фундаментального проекта «Флора России», обсуждаемого в настоящее время в отечественной ботанике (Камелин, 1997; Гельтман, Росков, 1997; Тихомиров, Новиков, 1997, и др.).

В настоящее время в Гербарии ведутся научно-организационные и профилактические мероприятия, направленные на более эффективное использование его научного потенциала.

Репрезентативность гербарных фондов страны (которая, например, может быть выражена через количество листов гербария, приходящееся на 1 км^2 ее территории, 100 жителей страны или 1 вид ее флоры) позволяет объективно оценить степень ботанической изученности ее территории (Гурьев, 1986; Харкевич, 1988, 1992). Одной из важнейших задач в дальнейшем развитии Гербария БПИ остается повышение репрезентативности его коллекционного фонда по РДВ, в том числе уменьшение списка «отсутствующих» видов путем целенаправленного проведения полевых исследований, обмена с другими гербариями, выявления аутентиков и т. д. Перспективы увеличения основных фондов гербария на ближайшее будущее, учитывая динамику их роста за последний период, связаны преимущественно с осуществлением проекта по изданию эксикатных образцов сосудистых растений РДВ. Издание эксикат позволит пополнить фонды VLA на 125 000 листов. В последующем на базе VLA планируется создать в России Гербарий стран Азиатско-Тихоокеанского региона.

К числу перспективных следует отнести работу по проведению инвентаризации в Секторе низших растений, грибов и мохообразных, а также реинвентаризации основных коллекционных фондов в Секторе сосудистых растений с целью уточнения их состояния и создания необходимых условий для создания компьютерной базы данных.

К трудностям и недостаткам в работе Гербария в первую очередь следует отнести недостаточную укомплектованность штата техническим персоналом и невозможность проведения в полном объеме мероприятий по профилактике и борьбе с вредителями гербарных коллекций. Размещение коллекций в административном корпусе БПИ вместе с рабочими помещениями сотрудников исключает возможность применения специальных токсичных веществ, а недостаточное финансирование не дает возможности для приобретения высокоэффективного оборудования, используемого для борьбы с вредителями. Вследствие этого в последние годы наблюдается сильное поражение коллекционных фондов личинками жуков-вредителей, что представляет серьезную опасность для Гербария.

Особого внимания требует развитие материально-технического обеспечения Гербария БПИ, который нуждается в специальном здании и оборудовании для эффективного проведения профилактических мероприятий против гербарных вредителей, в приобретении различных сортов бумаги и иных расходных материалов. Материально-техническое обеспечение работы такого сложного и специфического «организма», как гербарий, особенно крупный, требует значительных финансовых затрат. Решение этой проблемы силами отдельных гербариев, особенно расположенных на периферии страны, весьма затруднительно. Поэтому ботанической общественности необходимо добиваться в этом вопросе целевой государственной поддержки, учитывая в особенности то обстоятельство, что без обеспечения нормального функционирования основных региональных гербариев страны корректное выполнение проекта «Флора России» невозможно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т., Васильева Л. И. Гербарий Биолого-почвенного института ДВ НЦ АН СССР // Гербарии Советского Союза. Справочник. Л., 1975. С. 7—8.

Воробьев Д. П. Гербарий Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра Академии наук СССР // Биологические исследования на Дальнем Востоке: Материалы юбилейной отчетной сессии Биолого-почвенного ин-та за 1973 г. Владивосток, 1975. С. 29—31.

Гельтман Д. В., Росков Р. Ю. Совещание «Флора сосудистых растений России: Материалы к созданию многотомной сводки» // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 131—134.

Гурьев Н. В. Гербарии как показатели уровня ботанических исследований // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1148—1150.

Камелин Р. В. О проекте «Флора России (Flora of Russia Federation, Flora Rossicae)» // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 1—8.

Кожевников А. Е. Репрезентативность дальневосточных коллекций в отечественных гербариях: *Cyperaceae* // Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири: Тез. докл. Томск, 1997. С. 27—28.

Кожевникова З. В. Гербарий Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) // Там же. С. 29—30.

Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 456 с.

Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Естественно-исторические коллекции и охрана природы // Природа. 1992. № 11. С. 15.

Скворцов А. К. Гербарий. Пособие по методике и технике. М., 1977. 200 с.

Тихомиров В. Н., Новиков В. С. К обсуждению проекта «Флоры России» // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 1—5.

Харкевич С. С. Дальневосточный региональный гербарий сосудистых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1706—1711.

Харкевич С. С. 70-летие Дальневосточного регионального гербария сосудистых растений // Комаровские чтения. Вып. 35. Владивосток, 1988. С. 3—10.

Харкевич С. С. Новый этап в развитии Дальневосточного регионального гербария сосудистых растений // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 83—91.

Index Herbariorum. Pt I: The Herbarium of the World. 8 ed. New York, 1990. 693 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 2 IV 1998

SUMMARY

The Herbarium (VLA) of Institute of Biology and Soil Science (Vladivostok) was founded in 1916. It is the oldest and largest herbarium in the Russian Far East. The new stage of development of Herbarium (VLA) started from 1991 is discussed. There are two parts (sectors) in the Herbarium (VLA): (1) Lower plants, fungi and mosses and (2) Vascular plants. By the January 1998 they have 91500 and 505618 specimens accordingly. During the last seven years (1991—1997), 110 new collections of vascular plants (35659 herbarium sheets) in VLA are registered.

УДК 581.522 : 582.918.3 (571.15) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© Э. М. Гонтарь

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PRIMULA MACROCALYX* (*PRIMULACEAE*) В УСЛОВИЯХ ХАКАСИИ И ГОРНОГО АЛТАЯ

E. M. GONTAR. ONTOGENESIS AND AGE STRUCTURE OF *PRIMULA MACROCALYX* (*PRIMULACEAE*) COENOPOPULATIONS IN KHAKASIYA AND MOUNTAIN ALTAI

Описан большой жизненный цикл *Primula macrocalyx*. Выделено 13 возрастных состояний. Изучена возрастная структура 50 ценопопуляций, определен базовый спектр и отклонения от такового, наблюдаемые в эколого-ценотическом ряду. Все ценопопуляции оказались нормальными, молодыми в условиях остепненного и настоящего суходольного луга и нормальными, зрелыми в условиях суходольного луга и в лесных ценозах. Характерным для ценопопуляций *P. macrocalyx* является наличие временно нецветущих генеративных особей, различающихся по частоте и длительности перерывов в цветении.

Ключевые слова: ценопопуляция, жизненный цикл, возрастной состав, *Primula macrocalyx*.

Возрастной состав представляет собой одно из существенных свойств популяций. Известно, что благодаря лабильности возрастной структуры ценопопуляции могут длительно существовать в неблагоприятных условиях (Работнов, 1950; Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988). В свою очередь разнообразие возрастного состава ценопопуляций обеспечивает устойчивость вида в ценозах и, следовательно, устойчивость самих ценозов. Первоцвет крупночашечный *Primula macrocalyx* Bunge — центральноазиатский лесостепной вид, представитель бореальной флоры, произрастает в разных типах леса (кроме черневого), на лугах, в луговой степи, поднимается в горы до границы леса (Куминова, 1960, 1976); встречается в травяных мелколиственно-хвойных лесах Алтая и Саян (Ермаков и др., 1991). Это популярное декоративное и лекарственное растение (Атлас..., 1962; Растительные..., 1986) в Сибири считается редким видом и нуждается в охране (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие..., 1980; Красная..., 1988).

Основная цель исследования — изучить онтогенез и особенности возрастной структуры популяций *P. macrocalyx*, так как такого рода данные в литературе до сих пор отсутствуют. Задачи исследования: выделить признаки-маркеры возрастных состояний, описать онтогенез, определить соотношение возрастных групп в разных эколого-ценотических условиях, установить базовый спектр и определить состояние генеративных особей в разных сообществах.

Материал и методика

Особенности поведения вида в ценозах рассматривались на уровне ценопопуляций. Ценопопуляции — это совокупность особей вида, обитающих в одном ценозе (Работнов, 1950). При описании сообществ, в которых изучались ценопопуляции *P. macrocalyx*, использовали методические подходы, разработанные А. В. Куминовой (1960, 1976); при описании возрастных состояний и определении возрастных спектров — методы Т. А. Работнова (1950, 1983), А. А. Уранова (1967, 1975, 1977) и их последователей (Ценопопуляции..., 1976, 1988); при описании жизненной формы *P. macrocalyx* — методику, предложенную О. В. Смирновой с соавт. (1976). Для изучения онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций закладывали в разных сообществах случайным способом 15—30 площадок площадью 1 м^2. Все растения изучаемого вида выкапывали и по описанным в литературе и разработанным нами признакам-маркерам разделяли на возрастные группы. Каждую особь характеризовали календарным, или абсолютным, возрастом и возрастным состоянием, или биологическим возрастом (Ценопопуляции..., 1976); абсолютный возраст определяли путем сложения продолжительностей каждого возрастного состояния до момента исследования (Жукова, 1979). Для более точного определения возрастного состояния и абсолютного возраста у растений под бинокулярной лупой подсчитывали остатки генеративных побегов (пеньки) прошлых лет и число годичных приростов корневища. Всхожесть и продолжительность прорастания семян определяли в чашках Петри в 3 повторностях на влажном субстрате в термостате при низких положительных температурах 3—5 °С. Продолжительность опыта составляла 360 дней. Базовый спектр строится на основании изучения возрастной структуры 50 ценопопуляций. При описании этапов формирования эпигеогенного корневища у *P. macrocalyx* использовали работу И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой (1965).

Изученные ценопопуляции (*1—50*).

Хакасия (*1—33*).

Остепненный суходольный луг. *1* — разнотравно-овсяницевый, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя — 85 %, проективное покрытие (ПП) *P. macrocalyx* — 3 % (Ширинский р-н, пос. Туим); *2* — примулово-овсяницево-вейниковый, ОПП — 75 %, ПП *P. macrocalyx* — 1.5 % (Орджоникидзевский р-н, д. Копьево); *3* — прострелово-осоково-вейниковый, ОПП — 80 %, ПП примулы — 2.0 % (д. Копьево). Настоящий суходольный луг. *4* — овсяницево-разнотравный, ОПП — 70 %, ПП примулы — 3 % (пос. Туим); *5* — разнотравно-схизонепетовый, ОПП — 70 %, ПП примулы — 2 % (пос. Туим); *6* — разнотравно-осоково-манжетковый, ОПП — 50 %, ПП примулы — 2 % (Ширинский р-н, пос. Малое Спирино); *7* — пырейно-овсяницево-разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 2.5 % (пос. Копьево). Лесной суходольный луг. *8* — злаково-осоково-разнотравный, ОПП — 40 %, ПП примулы — 2 % (Орджоникидзевский р-н, пос. Большой Сютик); *9* — разнотравно-осоковый, ОПП — 80 %, ПП примулы — 6 % (пос. Шира); *10* — кустарниково-разнотравно-осоковый на вырубке, ОПП — 80 %, ПП примулы — 6.5 % (пос. Шира); *11* — разнотравно-осоковый, ОПП — 80 %, ПП примулы — 5.5 % (станция Шира); *12* — ирисово-осоково-вейниковый, ОПП — 70 %, ПП примулы — 3 % (Ширинский р-н, пос. Колодезный); *13* — злаково-разнотравный, ОПП — 50 %, ПП примулы — 2.5 % (Ширинский р-н, пос. Ефремкино); *14* — разнотравно-осоковый, ОПП — 40 %, ПП примулы — 5 % (пос. Ефремкино); *15* — разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 4.5 % (Боградский р-н, пос. Гольджа); *16* — осочково-разнотравный, ОПП — 40 %, ПП примулы — 2.5 % (Боградский р-н, пос. Сонский); *17* — вейниково-осоково-разнотравный, ОПП — 40 %, ПП примулы — 1.5 % (д. Копьево); *18* — разнотравно-осоковый, ОПП — 70 %, ПП примулы — 5 % (Усть-Абаканский р-н, пос. Усть-Бюрь); *19* — осоково-разнотравный, ОПП — 80 %, ПП примулы — 2 % (Усть-Абаканский р-н, пос. Вершина Биджа); *20* — осоковый, ОПП — 85 %, ПП примулы — 3 % (там же); *21* — высокотравный, ОПП — 80 %, ПП примулы — 5 % (там же); *22* — разнотравно-вейниковый, ОПП — 90 %, ПП примулы — 3 % (Таштыпский р-н, пос. Абаза); *23* — кустарниково-разнотравно-осоковый, ОПП (проективное покрытие травостоя) — 60 %, ПП первоцвета — 4 %, мха — 15 % (пос. Усть-Бюрь); *24* — ирисово-осоковый, ОПП — 60 %, ПП первоцвета — 5 %, мха — 8 % (д. Копьево); *25* — ирисово-осоково-разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 3 %, мха — 13 % (пос. Туим). Лиственничный лес. *26* — лиственничник редкостойный с кустарником ирисово-разнотравно-осоковый, ОПП — 50 %, ПП примулы — 7 % (Ширинский р-н, с. Топаново); *27* — лиственничник разнотравно-осоковый, ОПП — 60 %, ПП примулы — 3.5 % (пос. Туим); *28* — лиственничник парковый ирисово-осоково-разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 3 % (пос. Усть-Бюрь); *29* — березняк с редким подлеском разнотравно-осоковый, ОПП — 70 %, ПП примулы — 6 % (д. Копьево); *30* — березняк кустарниково-вейниково-разнотравный, ОПП — 50 %, ПП примулы — 5 % (д. Копьево); *31* — осиново-березовый разнотравно-ирисово-осоковый лес, ОПП — 60 %, ПП примулы — 7 % (пос. Большой Сютик); *32* — осиново-березовый разнотравно-ежовый лес, ОПП — 60 %, ПП примулы — 4 % (станция Копьево); *33* — березняк высокотравный, ОПП — 70 %, ПП примулы — 3 % (д. Копьево).

Горный Алтай (*34—50*).

Остепненный суходольный луг. *34* — мятликово-осоково-овсяницевый, ОПП — 80 %, ПП примулы — 5 % (Шебалинский р-н, пос. Еланда). Настоящий суходольный луг. *35* — разнотравно-мятликовый, ОПП — 95 %, ПП примулы — 1.5 % (Шебалинский р-н, пос. Черга). Лесной суходольный луг. *36* — прострелово-осоково-разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 2 % (Шебалинский р-н, с. Шебалино); *37* — осоково-разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 2 % (Алтайский р-н, пос. Куяган); *38* — разнотравно-злаково-осоковый, ОПП — 80 %, ПП примулы — 5 % (пос. Еланда); *39* — вейниково-осоково-разнотравный, ОПП — 50 %, ПП примулы — 3 % (Алтайский р-н, пос. Никольский); *40* — злаково-разнотравный, ОПП — 50 %, ПП примулы — 4 % (Майминский р-н, пос. Кзыл-Озек); *41* — осоково-разнотравно-снытевый, ОПП — 30 %, ПП примулы — 5 % (с. Шебалино); *42* — злаково-разнотравный, ОПП — 70 %, ПП примулы — 3.5 % (Шебалинский р-н, пос. Кумылыр). Лиственничный лес. *43* — лиственничник вейниково-разнотравный, ОПП — 60 %, ПП примулы — 3 % (Шебалинский р-н, пос. Топучая); *44* — лиственничник осоково-разнотравный, ОПП — 40 %, ПП примулы — 5 % (Шебалинский р-н, пос. Улус-Черга). Березовый лес. *45* — березняк разнотравный, ОПП — 70 %, ПП примулы — 5 % (пос. Черга), *46* — березняк с осиной разнотравный, ОПП — 80 %, ПП примулы — 5 % (Шебалинский р-н, пос. Верхняя Кукуя). Сосновый лес. *47* — сосняк с березой осоково-разнотравно-мятликовый, ОПП — 80 %, ПП примулы — 7 % (Майминский р-н, пос. Узнезя), *48* — сосняк папоротниково-разнотравно-злаковый, ОПП — 35 %, ПП примулы — 2 % (Шебалинский р-н, пос. Усть-Сема), *49* — сосняк с березой разнотравный, ОПП — 40 %, ПП примулы — 2 % (пос. Кзыл-Озек), *50* — сосняк молодой разнотравный, ОПП — 40 %, ПП первоцвета — 2 % (пос. Куяган).

Результаты и их обсуждение

В большом жизненном цикле *P. macrocalyx* выделено 4 периода и 13 возрастных состояний.

Латентный период. *Семена (se).* Плод — многосемянная коробочка содержит 25—65 шт. семян, масса семян одной особи — 0.05—0.21 г. Семена *P. macrocalyx* находятся в состоянии эндогенного покоя, оптимальная температура стратификации семян у этого вида — 3—5 °С. Период покоя (число дней до начала прорастания) семян *P. macrocalyx* варьирует в зависимости от их происхождения. Самый короткий период покоя (54—73 сут) и наименьшая продолжительность прорастания (110—120 сут) оказались у семян, собранных в луговых ценозах Хакасии (*1*, *9*, *10*). В лиственничном (*26*, *29*) и березовом (*29*—*33*) лесах период покоя (100—161 сут) и продолжительность прорастания (150—160 сут) возрастали. Семена, собранные в луговых ценозах (*36*, *37*), в лиственничном (*43*, *44*), березовом (*45*, *46*) и сосновом (*47*) лесах Горного Алтая характеризовались значительным увеличением периода покоя (100—196 сут) и продолжительности прорастания (196—330 сут).

Прегенеративный период. *Проростки (p).* Проростки появляются в начале мая, обычно в сообществах с нарушенным травяным покровом и на кротовинах. Из 33 исследованных в Хакасии сообществ только в 2 были обнаружены проростки: на деградированном злаково-разнотравном лугу около вспаханного поля и в лесном разнотравно-злаковом суходольном лугу с кротовинами в окр. пос. Большой Сютик. Численность их составила 10 и 22% соответственно. Проростки имеют 2 семядольных листа яйцевидной формы 0.3 см дл. и 0.15 см шир. с длинным бескрылым черешком. У проростка хорошо развит гипокотиль и зародышевый главный корень 1.3—1.5 см дл.

Ювенильное возрастное состояние (j). Растения сохраняют семядольные листья и образуют 2—3 настоящих листа ювенильного типа, имеющих округло-почковидную листовую пластинку с сердцевидным основанием и длинный бескрылый черешок. Зародышевый корень начинает отмирать, гипокотиль имеет 3—5 придаточных корешков 1.5—2.5 см дл. Гипокотиль на 2-й год жизни начинает полегать и становится первым звеном корневища. Продолжительность возрастного состояния 1.5—2 года.

Имматурное возрастное состояние (im). Это переходное возрастное состояние от ювенильных растений к взрослым. У имматурных растений образуются розеточный побег и корневая система взрослых растений, главный корень отмирает, сохраняются листья ювенильного типа, появляется небольшое вертикальное эпигеогенное корневище 0.4 см дл. Розетка состоит из 2—3 листьев взрослого растения, листовые пластинки яйцевидно-удлиненные с вдруг суженным основанием 2.5—3.0 см дл., 1.5—2.0 см шир., черешки становятся крылатыми. Корневище продолжает нарастать моноподиально, не ветвится, на нем хорошо различимы годичные приросты и остатки черешков листьев. Длительность возрастного состояния 2—3 года, абсолютный возраст особей 3—4 года.

Виргинильное возрастное состояние — молодые (v_1) и средневозрастные (v_2) вегетативные растения. Это полностью сформировавшиеся, но не перешедшие к цветению растения. Корневище продолжает нарастать моноподиально, у молодых вегетативных особей формируется розетка из 5—6 листьев, листовая пластинка 4—7 см дл., 2.5—4.0 см шир.; черешок листа крылатый, 7—10 см дл., число придаточных корней увеличивается и составляет 15—30 шт. У взрослых вегетативных особей число листьев увеличивается до 7—9, листовая пластинка 7—9 см дл.; ежегодные приросты хорошо различимы на корневище, которое начинает отмирать у основания; число годичных приростов 4—8. Продолжительность молодого вегетативного состояния 3—4 года, вегетативного взрослого — 1—3 года, абсолютный возраст особей — 4—7 и 6—10 лет соответственно.

Генеративный период (g_1, g_2, g_3, g_2v). В этот период *P. macrocalyx* — короткокорневищное, розеточное растение, цветоносные побеги у него лишены листьев. Надземная часть монокарпического побега по окончании плодоношения отмирает, сохраняется базальная часть с сидящими на ней почками возобновления. Монокарпические побеги развиваются по моно-, ди- или полициклическому типу.

Генеративное молодое состояние (g_1). Растения имеют розетку из 7—10 листьев 8—10 см дл. и 4—6 см шир. Корневище 2.5 см дл., оно продолжает отмирать в базальной части; придаточных корней 20—50. Цветонос 23—27 см дл., 3—5 цветков в соцветии. Растения могут иметь перерывы в цветении в 1—2 года. Длительность генеративного молодого состояния 1—3 года, абсолютный возраст особей 7—11 лет. После первого цветения растения от моноподиального ветвления переходят к симподиальному.

Средневозрастное генеративное состояние (g_2). Базальная часть побега продолжает функционировать в составе корневища. Розетка образуется из 8—13 длинночерешковых листьев 6—13 см дл. и 4—7 см шир. яйцевидной формы, цветонос 23—32 см дл., в соцветии 4—9 цветков. Боковые побеги также развиваются по моно-, ди- или полициклическому типу. Ветвление может быть до 2—5-го порядка, в результате образуется рыхлый куст. Особи могут цвести без перерыва в течение 10—12 лет, но большинство особей цветут с перерывами в 1—3 года. Длительность возрастного состояния 7—12 лет, абсолютный возраст 13—19 и 18—27 лет (ветвящихся).

Средневозрастные генеративные временно нецветущие (g_2v) особи, как правило, отличаются мощностью, хорошо развитой розеткой листьев 9—14 см дл. и 4—6 см шир., большим количеством придаточных корней (45—50 шт.). Эту группу особей можно выделить по остаткам (пенькам) генеративных побегов прошлых лет. Длительность перерывов в цветении составляет 1—3 года.

Старое генеративное состояние (g_3). Растения характеризуются снижением мощности надземных и подземных органов. Число листьев в розетке уменьшается до 2—3, листовая пластинка 6—9 см дл., 3—5 см шир. Генеративный побег недоразвит, 10—15 см выс., число годичных приростов живой части корневища сокращается до 3—5, 0.1—0.3 см дл., число придаточных корней уменьшается до 5—15, большая часть корневища отмирает, боковые побеги преимущественно вегетативные, перерывы в цветении 2—4 года. Продолжительность возрастного состояния 3—5 лет.

Сенильный период (*ss*, *s*). *Субсенильное состояние* (*ss*). Растения представлены вегетативными партикулами с остатками отмершего корневища семенной особи. Цветоносные побеги отсутствуют, розетка состоит из 2—3 листьев 3—5 см дл. и 1.5—2.0 см шир. Число придаточных корней 4—12. Продолжительность возрастного состояния 1—3 года, абсолютный возраст особей 17—35 и 25—39 лет (особей с партикулами).

Сенильное возрастное состояние (*s*). Растения представлены отделившимися вегетативными партикулами, несущими листья ювенильного типа, с листовой пластинкой 2—3 см дл., 0.5—1.0 см шир. Продолжительность онтогенеза *P. macrocalyx* составляет приблизительно 20—27 лет, в случае ветвления — 28—44 года.

Известно, что базовый спектр можно определить для ценопопуляций устойчивых, дефинитивных, способных к самоподдержанию семенным и вегетативным путем, такие ценопопуляции испытывают лишь обратимые циклические изменения численности и возрастного состава и характеризуются относительно постоянным положением максимальных значений в возрастном спектре (Ценопопуляции..., 1988 : 67). Базовый, или модальный, спектр — это обобщенная характеристика возрастного спектра — строится на основе анализа не менее 10 ценопопуляций; и каждая конкретная ценопопуляция будет иметь спектр, отклоняющийся от базового (Ценопопуляции..., 1976, 1988).

По результатам наших исследований базовый спектр *P. macrocalyx* представлен особями всех возрастных групп; соотношение прегенеративных и генеративных особей равновесное и составляет 43.5 и 51.9 % соответственно (табл. 1). Ценопопуляции *1—7*, *34—35*, приуроченные к остепненным и настоящим суходольным лугам, имеют возрастной спектр левосторонний (табл. 1, 2), облигатно неполночленный, здесь доминируют прегенеративные (имматурные и виргинильные особи), которые составляют до 79 %. В 36 ценопопуляциях из 50 изученных возрастной спектр одновершинный с максимумом в группе генеративных средневозрастных особей (50—80%), из которых 40—60% составляют средневозрастные временно нецветущие (табл. 1, 2). Это ценопопуляции *8—22*, *36—42* (лесной суходольный луг), *26—28*, *43—44* (лиственничные леса), *29—33*, *45—46* (березовые) и *47—50* (сосновые леса). В хакасских ценопопуляциях *P. macrocalyx* значительное участие принимают квазисенильные особи (*ks*) (табл. 2), которые характеризуются хорошо развитой подземной частью и недоразвитой надземной. Известно, что наличие квазисенильных особей в ценопопуляциях является проявлением устойчивого вида к неблагоприятным условиям среды (Смирнова и др., 1984). В ценопопуляциях, приуроченных к остепненным (*1*, *2*, *3*) и настоящим (*7*) суходольным лугам, участие квазисенильных особей составило 11—26%. В условиях лесного суходольного луга (ценопопуляции *11*, *12*, *14*, *19*, *20*, *23*, *24*) доля участия этой группы особей снижается и составляет 2—9%.

Характер возрастных спектров большинства ценопопуляций свидетельствует о том, что длительность генеративного периода в онтогенезе *P. macrocalyx* в несколько раз превышает длительность пре- и постгенеративного периодов. Такой жизненный цикл называется полночленным с длительным генеративным периодом (Ценопопуляции..., 1976 : 24).

В постгенеративный период осуществляется полная партикуляция. Согласно классификации биоморф по особенностям хода онтогенеза (Смирнова и др., 1976) *P. macrocalyx* относится к моноцентрическим видам с полной поздней неспециализированной дезинтеграцией.

Последовательность прохождения фаз онтогенеза следующая: первичный побег (p—g_1) → первичный куст (g_2, g_2v) → кустящаяся партикула (g_3, ss) → некустящаяся партикула (s).

Генеративный период жизни растений характеризуется способностью растений цвести и плодоносить, однако, как показали наши исследования,

ТАБЛИЦА 1

Возрастные спектры и базовый спектр *Primula macrocalyx*

Сообщества	Возрастные группы													
	$j_v + im$		$v_1 + v_2$		g_1		g_2		g_2v		g_3		$ss + s$	
	x	*m*	*x*	*m*	*x*	*m*	*x*	*m*	*x*	*m*	*x*	*m*	*x*	*m*
Остепненный и настоящий суходольный луг	22.8	3.6	56.2	5.9	1.7	0.8	2.0	1.0	9.3	2.7	1.2	0.6	2.0	1.0
Лесной суходольный луг	6.6	1.4	23.8	1.9	13.5	1.9	18.0	1.1	26.8	2.8	5.7	1.6	4.6	1.2
Березовый лес	9.0	4.2	30.0	2.1	11.0	1.0	24.0	3.9	21.0	4.3	2.6	1.0	2.4	1.2
Лиственничный лес	10.3	1.5	22.8	4.4	12.0	3.0	26.0	5.7	15.8	4.0	6.7	2.0	4.3	2.5
Сосновый лес	2.0	1.2	16.0	5.6	10.3	4.1	45.0	4.9	12.0	3.6	10.5	2.9	6.3	1.3
Базовый спектр	12.8	1.7	31.7	2.4	9.9	0.9	19.9	1.8	17.3	1.6	4.8	0.7	3.7	0.5

Примечание. *x* — средние значения, *m* — ошибка средней.

ТАБЛИЦА 2

Возрастные спектры *Primula macrocalyx*

Ценопопуляция	Участие, %											
	Возрастные состояния									Периоды		
	j, im	v_1	v_2	g_1	g_2	g_2v	g_3	*ks*	ss +s	I	II	III
						Хакасия						
1	—	38	30	3	3	—	—	26	—	94	6	—
2	37	30	—	4	3	8	1	11	6	78	16	6
3	23	34	10	5	2	6	1	15	4	82	14	4
4	22	62	—	3	6	4	3	—	—	84	16	—
5	21	56	—	—	—	17	3	—	3	77	20	3
6	11	69	—	—	—	15	3	—	2	80	18	2
7	16	52	—	—	—	11	—	15	6	83	11	6
8	4	27	—	4	17	12	25	—	11	31	58	11
9	—	28	10	12	24	21	5	—	—	38	62	—
10	16	7	11	14	18	23	2	—	9	34	57	9
11	13	7	10	18	19	30	2	1	—	31	69	—
12	15	8	8	8	15	35	4	2	5	33	62	5
13	6	12	13	11	19	33	6	—	—	31	69	—
14	9	20	3	14	14	22	5	13	—	45	55	—
15	3	7	14	17	14	38	7	—	—	24	76	—
16	3	14	14	12	17	24	5	—	11	31	58	11
17	12	19	13	7	19	14	9	—	7	44	49	7
18	—	7	14	15	24	39	1	—	—	21	79	—
19	9	10	6	12	11	23	9	9	11	34	55	11
20	3	17	4	18	17	29	5	3	4	27	69	4
21	2	9	5	6	24	54	—	—	—	16	84	—
22	2	10	16	35	21	14	—	—	2	28	70	2
23	30	35	—	11	12	6	2	2	2	67	31	2
24	25	24	10	5	15	13	2	2	4	61	35	4
25	23	30	21	12	9	3	1	—	1	74	25	1
26	14	12	20	9	18	18	9	—	1	46	54	—
27	11	16	10	16	21	11	10	—	5	37	58	5
28	—	18	4	15	24	39	—	—	—	22	78	—
29	18	12	13	7	22	25	—	—	3	43	54	3
30	—	10	20	15	18	35	2	—	—	30	70	—
31	—	10	32	15	32	11	—	—	—	42	58	—
32	—	20	8	10	16	31	7	—	8	28	64	8
33	12	20	6	8	23	28	3	—	—	38	62	—
						Алтай						
34	40	20	10	3	8	9	3	—	7	70	23	7
35	51	21	—	5	10	5	5	—	3	72	25	3
36	14	20	6	13	26	8	5	—	8	40	52	8
37	41	5	10	6	26	6	4	—	2	56	42	2
38	18	20	10	7	32	7	5	—	1	48	51	1
39	13	20	15	15	26	11	1	—	—	48	52	—
40	16	21	10	7	10	24	5	—	7	47	46	7
41	17	11	13	4	34	14	7	—	—	41	59	—
42	18	20	7	9	25	12	6	—	3	45	52	3
43	9	13	7	5	22	26	7	—	11	29	60	11
44	8	7	10	11	33	17	4	—	10	25	65	10

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ценопопуляция	Участие, %											
	Возрастные состояния									Периоды		
	j, im	v_1	v_2	g_1	g_2	g_2v	g_3	ks	ss +s	I	II	III
45	4	20	9	10	44	8	5	—	—	33	67	—
46	7	20	—	9	40	13	11	—	—	27	73	—
47	4	6	20	10	43	10	3	—	4	30	66	4
48	—	—	—	22	48	6	16	—	8	—	92	8
49	—	18	—	5	39	20	9	—	9	18	73	9
50	2	16	—	10	45	10	10	—	7	18	75	7

Примечание. ks — квазисенильные; периоды: I — прегенеративный, II — генеративный, III — постгенеративный.

P. macrocalyx не всегда готов к ежегодному цветению. Прибывание генеративных растений в вегетативном состоянии является приспособлением к неблагоприятным условиям среды обитания (Работнов, 1950). В условиях вейниково-осоково-разнотравного лесного суходольного луга (*17*) в 1980 и 1981 гг. цвело большинство средневозрастных генеративных особей, в 1982 г. цвели почти все особи. В этой ценопопуляции (табл. 3) можно выделить группу особей (№ 2, 4, 9, 11, 14), которые цвели непрерывно в течение 7 лет, и группу особей (№ 1, 5, 6, 8, 12, 13), которые имели перерывы в цветении в 1—2 года. В наиболее благоприятные 1980—1982 гг. в популяции цвело 70—90 % особей, в наименее благоприятные 1977—1979, 1985 гг. цвело 20—40 % генеративных особей. В условиях более благоприятного по увлажнению лесного суходольного ирисово-осоково-разнотравного с моховым покровом луга (*25*) состояние средневозрастных генеративных особей оказалось близким к наблюдаемому в предыдущем ценозе (табл. 4). 6 особей из 15 исследованных цвели непрерывно в течение 6—7 лет. В благоприятный 1982 г. цвели 86 % особей, еже-

ТАБЛИЦА 3

Состояние средневозрастных генеративных особей *Primula macrocalyx* в вейниково-осоково-разнотравном лесном суходольном лугу (ценопопуляция *17*)

№ п/п	Годы наблюдений								
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
1	в	г	г	в	в	г	в	в	в
2	г	г	г	г	г	г	в	в	в
3	в	в	в	г	г	г	г	в	в
4	в	в	в	г	г	г	г	г	г
5	г	в	в	г	г	г	г	г	в
6	г	в	в	в	г	г	г	в	в
7	в	в	в	в	в	г	г	в	в
8	в	в	в	г	г	в	в	г	г
9	г	в	в	г	г	г	г	г	г
10	в	в	г	г	г	г	в	г	г
11	г	г	г	г	г	г	в	в	в
12	в	г	г	в	в	г	в	в	в
13	г	г	г	в	в	г	г	г	г
14	в	в	г	г	г	г	г	г	г

Примечание. Возрастное состояние (в табл. 3—5): в — вегетативное, г — генеративное.

ТАБЛИЦА 4

Состояние средневозрастных генеративных особей *Primula macrocalyx* в ирисово-осоково-разнотравном с моховым покровом лугу (ценопопуляция *25*)

№ п/п	Годы наблюдений						
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
1	г	в	в	в	г	г	в
2	г	в	г	в	г	г	в
3	в	в	в	в	в	г	г
4	г	г	г	в	г	г	г
5	в	в	г	г	в	в	в
6	в	в	в	в	г	г	г
7	г	в	в	г	г	г	г
8	г	г	в	в	г	г	г
9	г	г	г	г	в	г	г
10	г	г	г	г	г	г	в
11	г	г	г	г	в	г	г
12	г	г	г	г	г	г	в
13	в	в	г	г	в	в	в
14	г	г	г	г	г	г	г
15	в	в	г	г	г	г	г

годно в течение 7 лет цвели около 50% особей. В условиях остепненного разнотравно-овсяницевого луга (1) состояние генеративных особей *P. macrocalyx* значительно изменяется (табл. 5). Из 15 наблюдаемых только 3 особи цвели непрерывно в течение 3 лет. В благоприятный 1982 г. на остепненном лугу цвело всего 3 особи из 15 наблюдаемых. 8 особей, которые цвели в предыдущем 1981 г., не цвели в 1982 г.

ТАБЛИЦА 5

Состояние средневозрастных генеративных особей *Primula macrocalyx* в остепненном разнотравно-овсяницевом лугу (ценопопуляция *1*)

№ п/п	Годы наблюдений						
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
1	в	в	в	в	г	в	в
2	в	в	в	г	в	в	в
3	в	в	г	в	в	в	г
4	в	в	в	г	в	г	в
5	в	в	г	в	г	в	в
6	в	в	в	г	в	г	в
7	в	в	в	в	г	г	в
8	в	в	в	в	г	в	в
9	в	г	в	г	в	в	в
10	в	в	в	г	г	в	г
11	в	в	г	г	г	в	в
12	в	в	г	г	г	в	в
13	в	г	в	г	г	в	г
14	в	г	в	г	г	в	в
15	в	г	г	г	в	в	в

В ряду нормальных ценопопуляций выделено 3 категории: молодые, зрелые, стареющие (Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969). К группе нормальных молодых отнесены ценопопуляции *1—7*, *34*, *35* (остепненные и настоящие суходольные луга); соотношение прегенеративных и генеративных особей составило 80 и 18 % (табл. 1, 2). Все ценопопуляции, приуроченные к березовым (*29—33*, *45*, *46*), лиственничным (*26—28*, *43*, *44*), сосновым (*47*, *49*, *50*) лесам и лесным суходольным (*8—25*, *36—42*) лугам отнесены к группе нормальных зрелых. В этих ценопопуляциях соотношение прегенеративных и генеративных особей было следующим: в сообществах лесного суходольного луга — 31 и 64 %, в березовом лесу — 39 и 59 %, в лиственничном — 33 и 62 %; в сообществах соснового леса доля генеративных особей возрастает до 80 %, исключение составила ценопопуляция *48*, которую отнесли к группе нормальных стареющих, так как в ней отсутствовали прегенеративные особи, а генеративные составили 92 %.

Заключение

Изучены онтогенез и возрастная структура 50 ценопопуляций *P. macrocalyx* в условиях Хакасии и Горного Алтая. Установлено, что в онтогенезе растения проходят 13 возрастных состояний. Общая продолжительность онтогенеза составляет 37—44 года. Длительность генеративного периода в онтогенезе значительно длиннее прегенеративного периода. Ценопопуляции *P. macrocalyx* — нормальные молодые в условиях остепненного и настоящего суходольного луга и нормальные зрелые в лесных сообществах и в условиях лесного суходольного луга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас лекарственных растений СССР. М., 1962. 702 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. С. 5—24.

Ермаков Н. Б., Королюк А. Ю., Лащинский Н. Н. (мл.). Флористическая классификация мезофильных травяных лесов южной Сибири. Новосибирск, 1991. 96 с.

Жукова Л. А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 19 с.

Жукова Л. А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Бот. журн. 1979. Т. 65. № 4. С. 525—540.

Красная книга Бурятской АССР. Улан-Удэ, 1988. 415 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 443 с.

Куминова А. В. Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 421 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Нуждаются в охране. Новосибирск, 1979. 127 с.

Растительные ресурсы СССР. Л., 1986. 335 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Тр. БИН АН СССР. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141—149.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 383 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 223 с.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 1. С. 67—81.

Смирнова О. В., Заугольнова Н. А., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Морфологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 13—70.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомина И. И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 216—225.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляция растений. М., 1977. С. 8—20.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119—134.

Федоров А. А. Primulaceae // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 8. С. 111—117.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 214 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М., 1988. 181 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 23 XII 1996

SUMMARY

A big life cycle of *Primula macrocalyx* has been described. 13 age states have been revealed. The age structure of 50 coenopopulations has been studied, the basic spectrum and deviations from it, observed in an ecological-coenotic range, have been determined. All the coenopopulations appear to be normal. Presence of temporarily unblossoming generative individuals differ by frequency and duration of intervals in blooming is characteristic for *P. macrocalyx* coenopopulations.

УДК 581.522 : 582.572.4 (477.74)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© **С. Я. Диденко**

ХОРОЛОГИЯ, ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GALANTHUS PLICATUS* (*AMARYLLIDACEAE*) В КРЫМУ

S. Ya. DIDENKO. HOROLOGY, ONTOGENESIS AND AGE STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF *GALANTHUS PLICATUS* (*AMARYLLIDACEAE*) IN THE CRIMEA

Изучены распространение, онтогенез и возрастная структура ценопопуляций редкого вида флоры Крыма *Galanthus plicatus*. Впервые проведена периодизация онтогенеза вида и установлены закономерности функционирования его популяций в горном Крыму.

Ключевые слова: онтогенез, возрастная структура, ценопопуляция, *Galanthus plicatus*.

Традиционно *Galanthus plicatus* Bieb. рассматривается как эндемик Крыма (Косых, Голубев, 1983; Голубев, 1984), однако есть данные (Артюшенко, 1965; Редкие..., 1982), что этот вид встречается также в Молдавии, Румынии и Болгарии. Близкий вид *G. byzantinus* Baiker, ареал которого простирается от Греции по западному побережью Черного моря и далее в Турцию (Артюшенко, 1965), D. Webb (1978) предлагал рассматривать в качестве подвида *G. plicatus* subsp. *byzantinus* (Baiker) D. A. Webb. При изучении и сравнении образцов из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) было выявлено, что *G. plicatus* отличается от *G. byzantinus* бо́льшими размерами репродуктивных и вегетативных органов. Кроме того, *G. plicatus* имеет зеленое пятно в верхней части внутреннего листочка околоцветника, размеры и форма которого сильно варьируют. У *G. byzantinus* пятна на внутренних листочках околоцветника расположены вверху и внизу. F. Stern (1956) отмечал, что лепестки у *G. plicatus* более выпуклые. Согласно данным Stern (1956), Л. И. Свешниковой (1965) и З. Т. Артюшенко (1970), по кариотипическим и анатомическим признакам эти виды не различаются. Однако, исходя из формы пятна на внутренних листочках околоцветника, Артюшенко (1966) признает *G. byzantinus* самостоятельным видом. Учитывая вышесказанное, мы рассматриваем *G. plicatus* как самостоятельный вид, южная граница ареала которого проходит по Южному берегу горного Крыма.

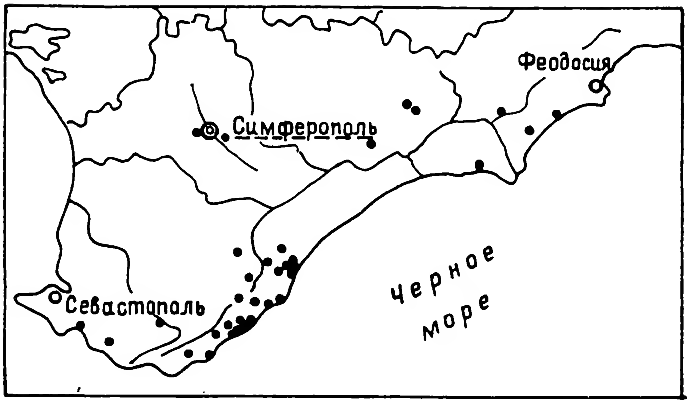


Рис. 1. Распространение *Galanthus plicatus* в Крыму.

На Украине в естественных условиях *G. plicatus* встречается только в Крыму. При обработке материалов гербариев Никитского ботанического сада, Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Львовского природоведческого музея, БИН РАН, наших экспедиционных исследований и литературных данных мы установили в Крыму 48 местообитаний *G. plicatus*. Ареал *G. plicatus* в Крыму охватывает Южный берег Крыма от г. Балаклава до мыса Коктебель (рис. 1). От горы Ай-Петри до г. Алушта ареал сплошной, а на его восточной и западной границах встречаются отдельные локалитеты со следующими основными местонахождениями: г. Балаклава, окрестности с. Гончарное, перевал Голубинка—Передовое — на западной границе ареала; перевал Красноселовка—Голованрвка, с. Русское, г. Судак, г. Старый Крым, 5 местонахождений в заповеднике Карадаг (вершина горы Святой, северные склоны горы Малый Карадаг, гора Легинер, хребет Сюрю-Кая, гора Балалы-Кая) и мыс Коктебель — на восточной границе.

Особенности онтогенеза и возрастных состояний *G. plicatus* изучали в культуре в Центральном ботаническом саду НАН Украины (ЦСБ НАНУ), Никитском ботаническом саду и в природе при исследовании возрастной структуры популяций Южного берега Крыма. Периодизацию онтогенеза проводили по методике З. Т. Артюшенко (1966). При описании развития растений учитывали как надземную, так и подземную части растений, так как только по строению луковицы у *G. plicatus* можно безошибочно судить о возрастном состоянии и адаптациях за последние 2 года (луковица этого вида двулетняя — содержит мясистые чешуи последних 2 лет).

В природе *G. plicatus* начинает вегетировать в феврале—начале марта в зависимости от высоты над уровнем моря. Иногда в условиях ранней и теплой весны вегетация может начинаться еще в январе. В культуре в ЦСБ НАНУ *G. plicatus* начинает расти в конце февраля—начале марта, цвести — на 5—7-е сут после начала вегетации. Средняя продолжительность цветения — 25—30 сут. К концу мая надземная часть желтеет и отмирает. Плоды созревают и раскрываются в июне. В начале сентября побеги прорастают, не выходя на поверхность почвы, и останавливаются в росте. Тогда же формируются новые придаточные корни. В таком состоянии они зимуют.

Семена прорастают в лесной подстилке. При культивировании в ЦСБ НАНУ *G. plicatus* образует семена, однако они не прорастают. Вероятно, сказывается недостаток влаги. В лабораторных условиях при температуре 25 °С семена начинают прорастать в начале сентября. Проросток растет около 15 сут, после чего рост приостанавливается. Прорастание подземное.

Весной начинает расти главный корень, позже образуется зачаток придаточного. Первые зеленый и влагалищный листья выходят из влагалища семядоли. К концу вегетации влагалища листьев разрастаются и образуют первые 2 запасающие замкну-

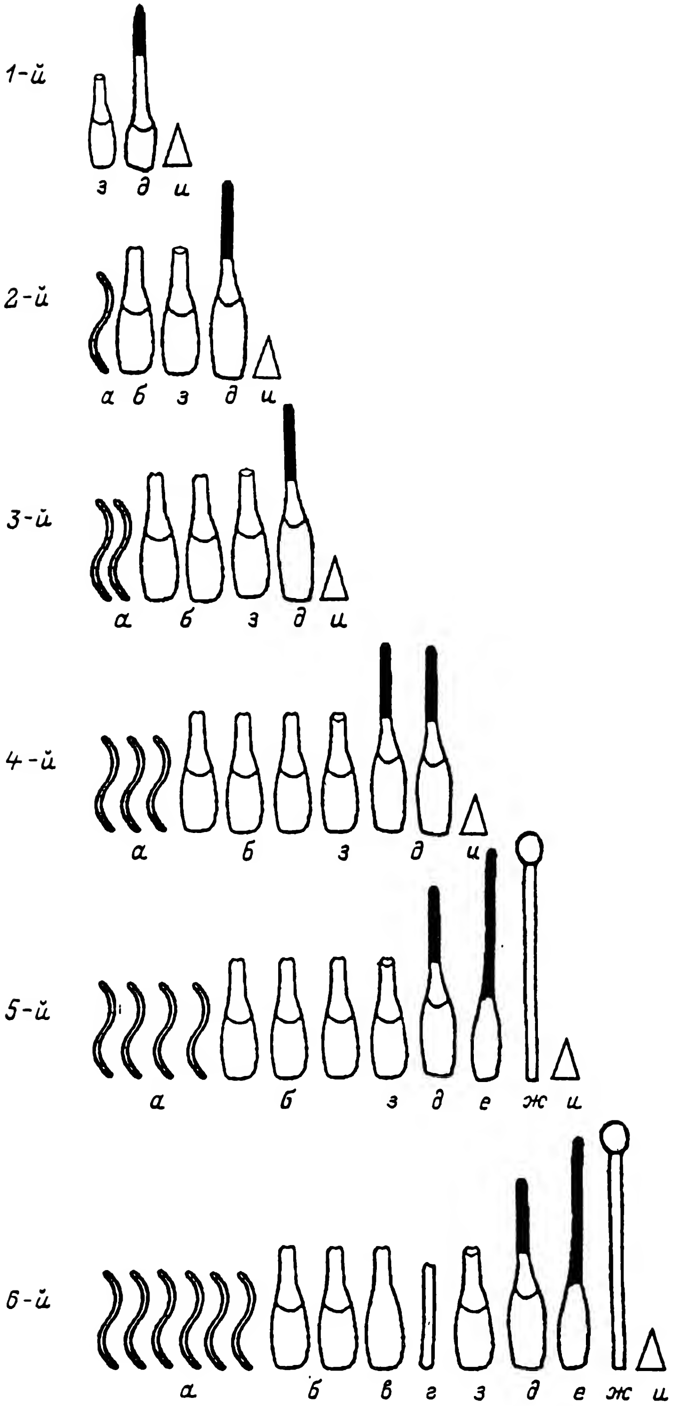


Рис. 2. Большой жизненный цикл *Galanthus plicatus*.

а — отмершие чешуи, *б* — живые чешуи с замкнутым основанием, *в* — чешуя с незамкнутым основанием, *г* — отмерший цветонос, *д* — ассимилирующие листья с замкнутым основанием, *е* — лист с незамкнутым основанием, *ж* — цветонос с цветками, *з* — чешуя влагалищного листа с замкнутым основанием, *и* — почка возобновления. 1-й—6-й — годы развития.

тые чешуи луковицы, в пазухе образуется почка возобновления. Снаружи луковица однолетнего растения покрыта тонкой чешуей. Она образуется из влагалища семядоли.

На 2-й год растения характеризуются появлением придаточных корней. Появляется один зеленый лист и один влагалищный. К осени луковица представляет собой 3 запасающие чешуи, образованные из разросшихся влагалищ листьев 2 лет. Все чешуи замкнутые.

На следующий год образуются 2 зеленых листа и один влагалищный. Листовые пластинки разрастаются; начинает прослеживаться присущая этому виду складчатость листьев (края листьев загнуты книзу). Однако такая складчатость может наблюдаться и раньше. Увеличивается количество придаточных корней. Луковица к осени состоит из 5 запасающих чешуй и сухих чешуй прошлых лет.

На 4—5-й год листья хорошо развиты, четко выражена специфичная складчатость. Луковица состоит из 6 сочных замкнутых чешуй и покрыта сухими отмершими чешуями прошлых лет, выполняющими защитную функцию. В конце вегетации в луковице закладывается цветонос.

На 5-й год (реже на 6-й) *G. plicatus* зацветает. Вегетативные органы на этой стадии у него не отличаются от таковых в вегетативном возрастном состоянии. Из пазухи внутреннего листа появляется цветонос. После цветения он сохраняется в луковице в виде пластинки между двумя чешуями листьев. Чешуя, образованная разросшимся влагалищем листа, в пазухе которого находится цветонос, незамкнутая. На верхушке побега (донца) образуется почка возобновления (рис. 2).

В ходе онтогенеза *G. plicatus* проходит все фазы развития от семени до репродуктивной особи. Особенностью развития подснежника складчатого является почти полное отсутствие в популяциях сенильных особей, поскольку луковицы этого вида обновляются каждые два года.

По продолжительности большого жизненного цикла *G. plicatus* следует отнести к растениям с длительным жизненным циклом; по темпам развития — к растениям с медленным прохождением предрепродуктивного периода (3—4 года).

G. plicatus характеризуется поливариантностью строения и прохождения отдельных фаз развития в связи с разнообразием и изменчивостью условий произрастания. Нами были найдены особи с 3 ассимилирующими листьями, 2 цветоносами. В гербариях есть особи с 4-членным околоцветником. Популяция *G. plicatus* урочища Кизил-Таш на 60% (от числа репродуктивных особей) состоит из растений с 2 цветоносами. Здесь в течение 2 последних дождливых лет (1997, 1998) потоки вод с гор смывают лесную подстилку с семенами, проростками и молодыми растениями (Карадагский..., 1987). Найдены особи, цветение которых началось на 3-м и даже на 2-м году, а также особи, у которых наблюдался перерыв в цветении.

Исходя из вышесказанного, при изучении возрастной структуры популяций необходимо учитывать не только надземную часть растения, но и строение луковицы, а при невозможности выкапывания луковиц необходимо делать поправку. Так, при плотности 100 взрослых особей на 1 м^2 в среднем 14 растений при наличии остатков цветоносов в луковице не цветут.

Возрастную структуру популяций изучали с 1996 по 1998 г. На территории каждой популяции спонтанно закладывали по 10—20 площадок размером 1 × 1 м. За показатель численности принимали среднее арифметическое всех площадок. При определении возрастного состояния учитывали как надземную, так и подземную части растения. Исследовали 8 ценопопуляций *G. plicatus* на западной границе ареала вида и 7 — на восточной.

Сравнение растений Карадагского заповедника и района г. Ялта показало, что морфометрические показатели *G. plicatus* в заповеднике и прилегающих районах гораздо ниже (табл. 1). В среднем луковица у *G. plicatus* близ восточной границы ареала имеет следующие размеры: 2.5 см дл., 1.9 см шир.; из окрестностей Ялты — 3.7 и 2.3 см соответственно; длина зеленого листа 10.6 и 22.1 см; длина цветоноса 16.4 и 30.3 см; длина лепестков 1.7 и 2.6 см соответственно. Это связано с переходом

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические показатели *Galanthus plicatus* ценопопуляций Южного берега Крыма

Местонахождение ценопопуляций	Размеры луковицы, длина × диаметр	Длина, см			
		влагалищного листа	зеленого листа	цветоноса	лепестков
Мыс Аю-Даг	3.5 × 2.0	6	18	27	2.5
Ливадийское лесничество	4 × 2	7	19	32	2.8
Гора Красный Камень	4.6 × 2.8	8	30	34	2.9
С. Краснокаменка	4.6 × 2.8	8	21	36	3.0
Водопад Учан-Су	3.0 × 2.1	7	19	28	2.0
Гора Кастель	2.6 × 1.9	6	26	25	2.2
Гора Агармыш	3.0 × 2.5	7	15	22	
Гора Спящая Красавица	2.4 × 1.8	5.5	10	16	1.8
Ур. Кизил-Таш	3.6 × 2.5	8	15	25	2.1
Гора Малый Карадаг	2.9 × 2.0	7	11.5	15.5	1.5
Хр. Сюрю-Кая	2.5 × 2.0	5.5	11	17	1.7
Вершина горы Святой	1.8 × 1.5	4	6	9	1.4
Гора Святая	2.0 × 1.7	5.5	11	17	2.0
Гора Балалы-Кая	2.5 × 1.4	5	9.3	15	1.2

от субсредиземноморского климата в западной части Южного берега Крыма к степному умеренному сухому на востоке. На границе горного и равнинного Крыма, где находится Карадаг, уровень солнечной радиации выше, а среднегодовая температура на 0.8 °С ниже, чем в Ялте. Меньшие размеры растений в большей мере обусловлены напряженным водным режимом. Коэффициент увлажнения (осадки : испаряемость) Карадага — 0.38 (406 мм : 1069 мм), что соответствует условиям влажной степи. В западной части он равен 0.64. На восточной границе ареала практически не встречаются такие влаголюбивые виды, как *Hedera helix* L., *Ruscus aculeatus* L. Эти виды типичны для западной границы ареала *G. plicatus*. С поднятием над уровнем моря снижается испаряемость и увеличивается количество осадков, что также сказывается на размерах растений.

В Карадагском заповеднике известно 5 местонахождений *G. plicatus*: вершина горы Святой, северные склоны горы Малый Карадаг, гора Легинер, хребет Сюрю-Кая, гора Балалы-Кая. Кроме того, на восточной границе ареала нами изучены еще 3 популяции вида: гора Спящая Красавица и урочище Кизил-Таш близ с. Щебетовка, гора Агармыш близ Старого Крыма. Здесь он растет преимущественно в пушистодубово-грабинниковых лесах, на вершине горы Святой — в ясенево-скальнодубовом лесу. Высота деревьев 5—10 м, диаметр стволов 8—10 см, сомкнутость крон 0.7—0.9. Подлесок составляет *Cornus mas* L., *Crataegus ceratocarpa* Kossych, *C. taurica* Pojark., *Euonymus verrucosa* Scop., *Paliurus spina-christi* Mill., *Pistacia mutica* Fisch. et C. A. Mey., *Prunus stepposa* Kotov, *Rosa canina* L. В ранневесеннем аспекте травяного яруса *G. plicatus* сосуществует с *Adonis vernalis* L., *Corydalis marchalliana* (Pall. ex Willd.) Pers., *C. paczoskii* N. Busch, *Crocus flavus* Weston, *Ficaria verna* Huds., *Gagea callieri* Pasch., *Orchis morio* L., *O. purpurea* Huds., *Ornithogalum ponticum* Zahar., *O. woronowii* Krasch., *Primula acaulis* (L.) L., *Scilla bifolia* L., *Tulipa gesneriana* L. Результаты изучения динамики популяций на восточной границе ареала приведены на рис. 3.

На западной границе распространения нами изучались состояние и возрастная структура 7 ценопопуляций *G. plicatus*: на юго-восточном склоне мыса Аю-Даг, близ

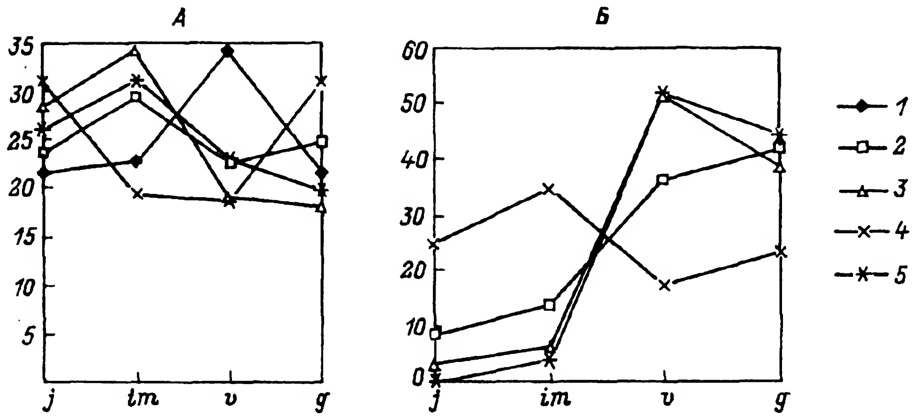


Рис. 3. Динамика возрастной структуры популяций *Galanthus plicatus* в Карадагском заповеднике.

А — 1986 г., *Б* — 1998 г. *1* — гора Легинер, *2* — гора Малый Карадаг, *3* — хребет Сюрю-Кая, *4* — гора Балалы-Кая, *5* — гора Святая. По горизонтальным осям — возрастные состояния, по вертикальным осям — доля особей, %.

водопада Учан-Су, в Ливадийском лесничестве (гора Ставрикая), у подножия горы Кастель, по балкам близ с. Краснокаменка, у подножия горы Красный Камень, на Ангарском перевале близ с. Перевальное. На мысе Аю-Даг подснежники растут в дубово-грабовом лесу с включением сосны, в Ливадийском лесничестве и возле водопада Учан-Су — в буково-сосновом лесу, у подножия горы Кастель и на Ангарском перевале — в грабово-пушистодубовом лесу, близ с. Краснокаменка — по балкам среди *Quercus petraea* L. ex Liebl., а у подножия горы Красный Камень — у воды среди камней. На западной границе ареала *G. plicatus* ценотически связан с буковыми, дубовыми, грабовыми формациями, с подлесками из грабинника, можжевельника, иглицы, шиповника. На яйлах он растет по балкам и среди камней. Часто встречается с другими раннсвесенними видами, в частности с *Crocus flavus*, *Scilla bifolia*, *Primula acaulis*, *P. sibthorpii* Hoffmgg., *Corydalis bulbosa* (L.) DC., *Scilla bifolia*. Соотношения особей разных возрастных групп в популяциях представлены в

ТАБЛИЦА 2

Возрастная структура ценопопуляций *Galanthus plicatus* в Крыму

Местонахождение ценопопуляций	Доля от общего числа растений в популяции, %			Общая плотность, экз./м^2
	проростков	вегетативных растений	репродуктивных растений	
Водопад Учан-Су	21.4	56.5	22.1	27
Мыс Аю-Даг	28.7	52.1	19.2	196
Гора Кастель	26.2	55.2	17.6	179
Гора Ставрикая	18.6	51.1	30.3	266
С. Краснокаменка	12.6	60.3	22.1	165
Гора Красный Камень	25.2	36.6	38.2	155
Гора Легинер	11.1	33.8	55.1	236
Гора Малый Карадаг	10.3	11.9	36.1	179
Хр. Сюрю-Кая	5.2	4.5	51.6	285
Гора Балалы-Кая	28.6	30.8	17.4	112
Гора Святая	0.5	3.4	51.9	272
Гора Спящая Красавица	28.5	33.4	38.1	187
Гора Агармыш	33.3	50.3	16.4	115

табл. 2, из которой видно, что популяции *G. plicatus* являются полночленными со стабильной возрастной структурой. Вид размножается вегетативно и семенами. В популяциях преобладают молодые растения. Уровень жизненности этих популяций достаточно высок. В большинстве популяций в ранневесенних синузиях *G. plicatus* является доминантным видом и характеризуется устойчивым положением в составе ценозов. Подснежники, как правило, растут гнездами, только в популяциях близ с. Краснокаменка и водопада Учан-Су — одиночными растениями.

Однако в популяциях, испытывающих чрезмерное антропогенное давление (с. Краснокаменка, гора Красный Камень, Ангарский перевал), сокращается плотность популяций и преобладает вегетативное размножение (так как цветы обрываются еще до плодоношения).

Если в районе Ялты большое влияние на состояние и численность популяций *G. plicatus* оказывает антропогенный фактор, то на восточной границе ареала влияние этого фактора уменьшается, а в Карадагском заповеднике — отсутствует. Однако после организации заповедника здесь значительно увеличилось количество кабанов, что сразу сказалось на состоянии популяций ряда видов растений, в том числе *G. plicatus*. Динамика возрастной структуры ценопопуляций этого вида за 1986—1998 гг. показала, что за это время произошло замещение семенного размножения вегетативным. Если в 1986 г. во всех популяциях преобладали молодые особи, спектр возрастных состояний был левосторонним, то в 1998 г. он полностью сместился вправо. Во всех популяциях, где есть порои кабанов, практически отсутствуют молодые особи (рис. 3). Однако в 1986 г. гнезда отсутствовали или в них было мало особей, а в 1998 г. число особей в гнездах достигало 35—40 (Святая гора), а число гнезд — 5 на 1 м^2. Плотность популяций значительно сократилась вследствие выпадения молодых особей и проростков. Так, на Святой горе в 1986 г. плотность составляла 147 экз./м^2, а в 1998 г. — 77, на горе Малый Карадаг — 89 и 36, на хребте Сюрю-Кая — 105 и 62 соответственно. На горе Балалы-Кая, где порои кабанов незначительны, популяции *G. plicatus* полночленные, однако в местах пороев наблюдается значительное снижение численности молодых особей, увеличение количества гнезд и числа особей в гнездах.

Заключение

Galanthus plicatus — перспективное ранневесеннее растение, характеризующееся длительным периодом цветения, высокими декоративными показателями и адаптивными свойствами, позволяющими использовать этот вид в озеленении и создании искусственных плантаций для получения лекарственных веществ галактамина, галактидина, галактадамидина, ликорина. О его высоких адаптивных свойствах можно судить по тому, что этот вид выращивается в культуре далеко за пределами естественных местопроизрастаний — в Москве, С.-Петербурге, Нальчике, Риге, Саласпилсе, Ставрополе, Таллине, Бакуриани, Донецке, Харькове, Одессе, Киеве. Для перенесения в культуру растения и созревшие семена *G. plicatus* предпочтительно брать в тех популяциях, где они отличаются высокими морфометрическими показателями, а сами популяции принадлежат к прогрессивному типу.

Выражаю благодарность Л. П. Мироновой за предоставленные материалы по состоянию популяций *Galanthus plicatus* Карадага за 1986 г., а также за помощь при исследованиях в Карадагском заповеднике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. К систематике рода *Galanthus* L. // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 10. С. 1430—1447.

Артюшенко З. Т. Критический обзор рода *Galanthus* L. // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 10. С. 1437—1451.

Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР. Л., 1970, 178 с.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1984. 218 с.

Карадагский государственный заповедник АН УССР. Летопись природы. Киев, 1987. Т. 4. Кн. 1. 74 с.

Косых В. М., Голубев В. Н. Современное состояние популяций редких, исчезающих и эндемичных растений горного Крыма. Ялта, 1983. 115 с.

Редкие виды флоры Молдавии. Кишинев, 1982. 104 с.

Свешникова Л. И. Хромосомные числа некоторых видов рода *Galanthus* L. (*Amaryllidaceae*) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 5. С. 689—692.

Stern F. S. Snowdrops and snowflakes. London, 1956. 128 p.

Webb D. A. The European species of *Galanthus* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1978. Vol. 76. N 4. P. 307—313.

Центральный ботанический сад
им. Н. Н. Гришко НАН Украины
Киев

Получено 25 VI 1998

SUMMARY

A distribution, ontogenesis and age structure of coenopopulations of *Galanthus plicatus*, rare species of the Crimean flora, were investigated. Periodization of the ontogenesis of the species was determined for the first time. Regularities of development of *Galanthus plicatus* coenopopulations in the mountain Crimea were established.

УДК 582.232(571.63)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© Л. А. Медведева

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР АЛЬГОФЛОРЫ СИХОТЭ-АЛИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

L. A. MEDVEDEVA. ECOLOGICAL REVIEW OF ALGOFLORA OF THE SIKHOTE-ALIN BIOSPHAERIC RESERVE (PRIMORSKY REGION)

Проведен экологический анализ водорослей Сихотэ-Алинского биосферного заповедника и прилежащих территорий. Альгофлора заповедника насчитывает 670 видов водорослей из 9 отделов. Дана характеристика альгофлоры по местообитаниям, отношению к солености воды, pH и сапробности водорослей, установлены особенности распределения экологических групп водорослей в зависимости от экологических условий водоемов. Дана оценка санитарно-биологического состояния обследованных водоемов.

Ключевые слова: альгофлора, Сихотэ-Алинский заповедник, экологический анализ.

Сихотэ-Алинский биосферный заповедник расположен в средней части Приморского края, на восточных и западных склонах среднего Сихотэ-Алиня (рис. 1). В период исследований его площадь составляла 347 тыс. га. Реки образуют густую и разветвленную сеть. Наиболее крупные реки восточного склона — Серебрянка и Джигитовка, западного склона — р. Колумбе. На территории заповедника имеется несколько озер (рис. 1).

Река Серебрянка — основной водоток заповедника. Длина ее 72 км. В верхнем течении она имеет узкую долину, каменистое дно, изобилует порогами и перекатами. Ширина русла реки в верховьях 3—15 м, в среднем течении — 15—40 м. Ниже устья р. Заболоченная р. Серебрянка приобретает равнинный характер и меандрирует, образуя множество рукавов и проток, русло расширяется до 60—100 м в устьевой части у п. Терней, где происходит проникновение соленых вод Японского моря. В верхнем, среднем течениях реки и ее притоках температура воды колебалась от 4.5 до 13 °C, pH — от 6.6 до 7.1. В устье реки вода прогревалась до 22 °C, pH

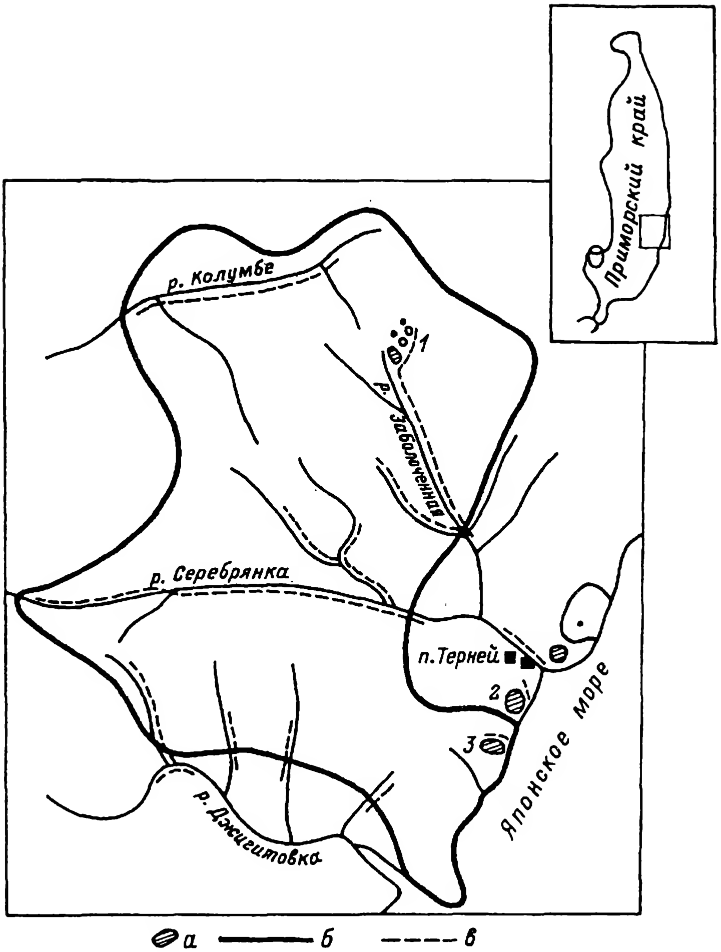


Рис. 1. Схема водной сети Сихотэ-Алинского заповедника.

а — озера: *1* — Солонцовские, *2* — Благодатное, *3* — Голубичное; *б* — граница заповедника; *в* — полевые маршруты. На врезке квадратом показано местонахождение заповедника.

6.2—6.8. Река Джигитовка по характеру сходна с р. Серебрянкой. Река Колумбе — один из крупных притоков р. Большая Уссурка — относится к рекам западного склона хр. Сихотэ-Алинь. Река равнинного типа, имеет широкую заболоченную долину, спокойное течение, образует множество стариц, рукавов и проток. Температура воды колебалась от 8 до 12 °С (р. Серокаменка — 3 °С), pH воды от 6.4 в старицах реки до 7.0 в основном течении и притоках.

Озеро Благодатное расположено в бухте Благодатная и вместе с оз. Голубичное относится к типу приморских озер. По предположению В. В. Ветренникова (1976), озера такого типа являются остатками мелководных морских заливов и бухт, которые в результате поднятия береговой зоны в настоящее время отрезаны от моря песчано-галечниковыми полосами. Однако оз. Благодатное не утратило полностью связи с морем. Оно мелкое, солоноватоводное, температура воды 8—13 °С, pH 6.4—6.8. Озеро Голубичное расположено в бухте Голубичная. Это небольшое долинное мелководное пресное озеро с низкими берегами и заболоченными пространствами вокруг них. Оз. Голубичное давно потеряло сообщение с морем и опреснилось. Температура воды 18—21 °С, pH 6.8—7.0. Солонцовские озера представляют собой группу подпрудных горных озер в верховьях ключа Солонцовый (левый приток р. Заболоченная). Озера расположены на высотах 500 (оз. Царское), 650 (озера Сохатиное и Круглое) и 850 м над ур. м (озера Каменное и Мутное). Б. П. Колесников (1936) относит их к числу «слепых» (с подземным стоком) озер с колеблющимся уровнем воды, находящимся в прямой зависимости от количества атмосферных осадков. Эта группа озер образовалась в результате подпруживания русла ручья Солонцового крупноглыбовым оползнем (Ветренников, 1976). Самое крупное оз. Царское (500 × 300 м) характеризуется значительными колебаниями уровня воды в течение года. В отдельные периоды водная поверхность занимала лишь небольшую часть (20 × 5 м) озерной впадины, располагаясь в наиболее пониженной южной части. Склоны впадины густо поросли осокой и мхами. Температура воды 14 °С, pH 6.4. Оз. Сохатиное (80 × 40 м) имеет почти постоянный уровень воды и широкую, до половины котловины заболоченную, литоральную полосу, заросшую сфагновыми мхами. Температура колебалась от 4 до 10 °С, pH — от 6.0 до 6.8. Оз. Круглое отличается округлой формой (200 × 170 м) и каменистыми дном и берегами; сразу от уреза воды начинаются большие глубины. Камни, выстилающие дно и берега озера, представляют собой крупные осколки вулканических пород с острыми гранями. Колебания уровня воды незначительны. Температура воды у поверхности была 21, у дна — 14 °С, pH 7.0. Озера Каменное и Мутное по характеру сходны с оз. Сохатиное: это также небольшие озера с почти постоянным уровнем воды и заболоченной полосой вдоль берега, хотя и не столь широкой.

Материалом для работы послужили 765 альгологических проб, собранных автором в течение 1976—1982 гг. и обработанных по общепринятым методикам (Голлербах, Полянский, 1951; Водоросли, 1989). Исследованиями были охвачены все основные водоемы заповедника (Медведева, 1981, 1984, 1986, 1987, 1990, 1992, 1994, и др.).

Анализ альгофлоры проводили в соответствии с общепринятыми системами (Kolbe, 1927; Hustedt, 1937—1939; Прошкина-Лавренко, 1953). Для экологической характеристики видов использовали литературные данные отечественных и зарубежных альгологов (Прошкина-Лавренко, 1953; Косинская, 1960; Meriläinen, 1967, 1969; Cholnoky, 1968; Hortobagyi, 1973; Хурсевич, 1976; Унифицированные..., 1977; Харитонов, 1978, 1981; Simonsen, 1979; Давыдова, 1981, 1983, 1985; Васильева, Ремигайло, 1982; Лосева, 1982; Скабичевская, 1984; Кузьмин, 1985; Charles, 1985; Watanabe, 1985; Левадная, 1986; Dixit, Dickman, 1986; Sladeček, 1986).

К настоящему моменту флора водорослей Сихотэ-Алинского заповедника включает в себя 670 видов (847 таксонов) из 9 отделов: *Cyanophyta* — 77 (91), *Euglenophyta* — 18 (21), *Dinophyta* — 1, *Chrysophyta* — 6, *Bacillariophyta* — 326 (452), *Xanthophyta* — 16, *Rhodophyta* — 3, *Phaeophyta* — 2, *Chlorophyta* — 221 (255). Это самая богатая и разнообразная альгофлора среди флор изученных заповедников российского Дальнего Востока.

Водоросли занимают практически все возможные экотопы различных водоемов заповедника, они в массе вегетируют в обрастаниях камней в реках и ключах, обрастают высшие растения и животные организмы, образуют скопления в литорали озер в местах с замедленным течением, встречаются в планктоне. Наиболее широко в альгофлоре заповедника представлена группа бентосных (или сублиторальных) организмов — 603 (71.2 %) (рис. 2). В эту группу мы относим как донные формы, так и виды обрастаний. Именно в бентосных группировках отмечен максимум видового разнообразия водорослей всех отделов, в особенности синезеленых, диатомовых и зеленых. Представители названных отделов зачастую доминировали в обрастаниях. Естественно, что процент сублиторальных видов наиболее велик в реках и ключах — от 100 (верхнее течение р. Серебрянка) до 75.3 % (учитывая весь бассейн этой реки). Массовыми бентосными видами являются синезеленые *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *P. setchellianum* Gom., *P. uncinatum* (Ag.) Gom., золотистая водоросль *Hydrurus foetidus* Kirchn. и многочисленные диатомеи из обрастаний: *Synedra inaequalis* H. Kob., *S. ulna* (Nitzsch) Ehr., *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr. с разновидностями, *Diatoma hiemalis* (Roth) Heib., *D. mesodon* (Ehr.) Kütz., *Meridion circulare* (Grev.) Ag., *Cocconeis placentula* Ehr., *Achnanthes minutissima* Kütz., *Cym-*

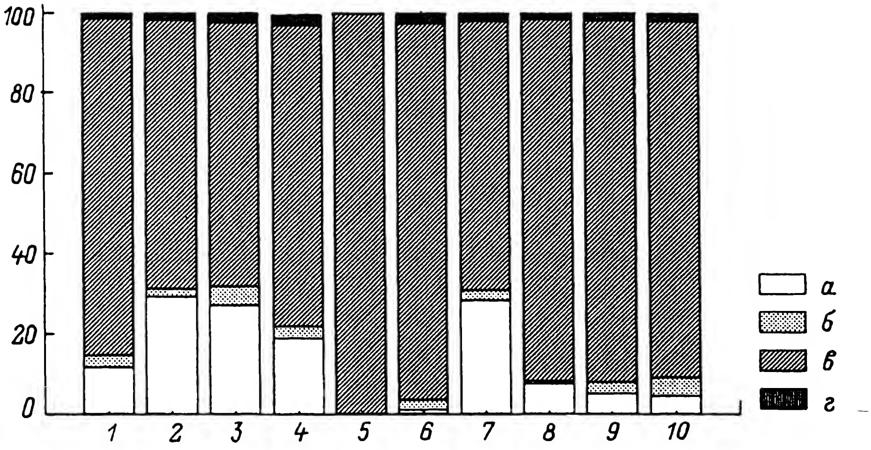


Рис. 2. Соотношение водорослей основных водоемов по группам местообитаний.

Виды: *а* — планктонные, *б* — сублиторально-планктонные, *в* — сублиторальные, *г* — эпифиты. По горизонтальной оси — водоемы: *1* — оз. Благодатное, *2* — оз. Голубичное, *3* — Солонцовские озера, *4* — бассейн р. Серебрянка, *5* — верхнее течение р. Серебрянка, *6* — среднее течение р. Серебрянка, *7* — нижнее течение р. Серебрянка, *8* — устье р. Серебрянка, *9* — бассейн р. Джигитовка, *10* — бассейн р. Колумбе. По вертикальной оси — доля от общего числа видов, указанных в водоеме, %. Виды, для которых экологическая характеристика неизвестна, на графиках не отражены.

bella cesatii (Rabh.) Grun., *C. cistula* (Ehr.) Kirchn., *C. minuta* Hilse ex Rabh., *C. sinuata* Greg., *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabh., *G. olivaceum* (Hornemann) Bréb., *G. parvulum* (Kütz.) Kütz., *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt. Довольно представительна группа планктонных организмов — 197, или 23.2 %, здесь ведущее положение занимали зеленые водоросли, не достигающие, однако, массового развития: *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. tetras* (Ehr.) Ralfs, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Ankistrodesmus fusiformis* Corda, виды родов *Scenedesmus* Meyen, *Cosmoastrum* Pal.-Mordv., *Staurastrum* Meyen. Большинство планктонных видов отмечено в озерах (от 11.7 % в оз. Благодатное до 29.3 % в оз. Голубичное) и нижнем течении р. Серебрянка (28.3 %) (рис. 2). В группе сублиторально-планктонных организмов (26 видов, или 3.1 %) наибольшим видовым разнообразием отличались десмидиевые водоросли. Эпифиты представлены 20 видами (2.4 %), в основном в озерах заповедника. На коре деревьев отмечен один аэрофитный вид.

Распределение водорослей заповедника по категориям галобности показывает, что альгофлора отличается значительным разнообразием экологических групп. Наиболее многочисленна группа индифферентов — 346 видов (40.8 %), сюда относятся такие массовые виды, как *Fragilaria vaucheriae* (Kütz.) Peters., *Synedra ulna, Hannaea arcus, Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Navicula minuscula* Grun., *Cocconeis placentula, Achnanthes minutissima, Ulothrix zonata* (Web. et Mohr.) Kütz., и др. Группа галофобов (90 видов, или 10.6 %) занимает 2-е место. Наряду с индифферентами галофобные виды составляют основу альгологических группировок в реках и ключах заповедника, среди них можно назвать *Diatoma mesodon, Meridion circulare, Cymbella cesatii.*

Если рассматривать распределение экологических групп по отдельным водоемам заповедника, то наиболее велик процент галофобов в среднем течении р. Серебрянка (20.2 %), а также в реках Джигитовка (15.9 %) и Колумбе (16.2 %) и пресноводных озерах (оз. Голубичное — 15.6, Солонцовские озера — 15.5 %) (рис. 3). Показательно также распределение видов водорослей, предпочитающих в различной степени засоленные местообитания. Всего группа галофилов включает 65 видов. Средний процент галофилов в реках и пресноводных озерах колеблется от 5.8 (Солонцовские озера) до 9.7 % в р. Джигитовка. В водоемах, подверженных влиянию соленых вод Японского моря, процент галофилов увеличивается с 12.1 % в нижнем течении р. Серебрянка и 14.1 % в оз. Благодатное до 17.5 % в устье р. Серебрянка (рис. 3). Среди массовых галофилов можно назвать такие виды, как *Navicula cryptocephala*

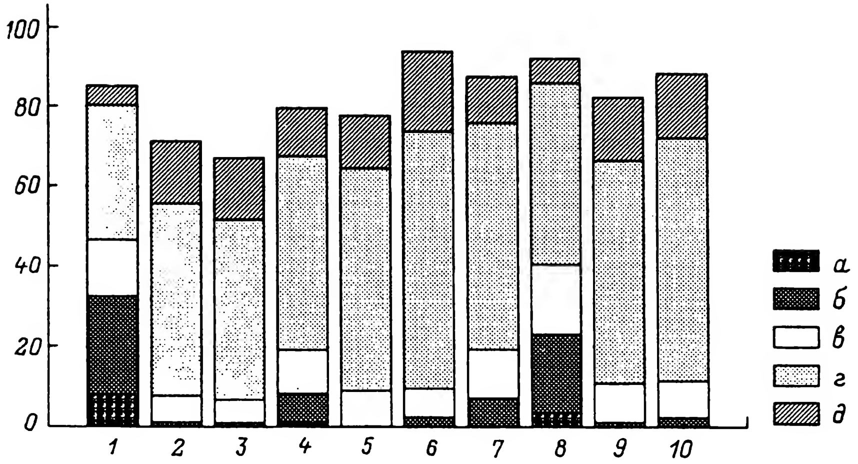


Рис. 3. Соотношение водорослей основных водоемов по группам галобности.

а — эвгалобы, *б* — мезогалобы, *в* — галофилы, *г* — индифференты, *д* — галофобы, Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Kütz., *Rhoicosphenia abbreviata* (Ag.) Lange-Bertalot, *Melosira varians* Ag., и некоторые другие. Еще более четкая картина проявляется при анализе распределения мезогалобных видов: 7.1 % (нижнее течение р. Серебрянка), 19.6 (устье р. Серебрянка) и 24.5 % (оз. Благодатное). Здесь в обрастаниях преобладают *Tabularia fasciculata* (Ag.) Williams et Round, *Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round, *Melosira juergensii* Ag. Эвгалобы отмечены только в устьевой части р. Серебрянка и оз. Благодатное (3.5 и 8.0 % соответственно).

Одним из существенных факторов среды в континентальных водоемах является pH-фактор. Наиболее полно исследованы в этом отношении диатомовые водоросли. Общеизвестна также ацидофильность большинства десмидиевых водорослей. Спектр видов по отношению к pH среды очень разнообразен и включает все группы: ацидобионты, ацидофилы, индифференты, алкалифилы и алкалибионты. Подсчет данных показал, что наиболее многочисленна группа ацидофилов (198 видов, или 23.4 %), на 2-м месте находятся алкалифилы (162 вида, 19.1 %), на 3-м — группа индифферентов (151 вид, 17.8 %), виды которой характеризуются максимальной валентностью к показателям pH.

Основной фон в обрастаниях рек и ключей создают алкалифильные диатомеи *Synedra ulna, Hannaea arcus, Diatoma mesodon, Meridion circulare, Navicula minuscula, Cocconeis placentula, Cymbella sinuata, Gomphonema angustatum, G. parvulum* и многие другие виды вместе с индифферентными *Achnanthes minutissima, Cymbella minuta, C. silesiaca* Bleisch, *Gomphonema clavatum* Ehr., *G. quadripunctatum* (Oestr.) Wisl., *Didymosphenia geminata, Ulothrix zonata*. Наиболее многочисленны алкалифилы в р. Серебрянка (42.0—44.5 %), за исключением нижнего ее течения, где их количество снижается до 28.7 % (рис. 4). Алкалибионты также наиболее часто вегетируют в реках и ключах заповедника. В обрастаниях камней и высших водных растений в пресноводных озерах заповедника, а также в нижнем течении р. Серебрянка чаще всего вегетируют ацидофильные и ацидобионтные виды как из диатомей, так и из десмидиевых водорослей. По числу видов эти 2 группы вместе практически равны группам алкалифилов и алкалибионтов и составляют треть найденных видов (рис. 4). К массовым видам можно отнести *Tabellaria fenestrata, T. flocculosa* (Roth) Kütz., *Frustulia rhomboides* De Toni, *Eunotia bilunaris* (Ehr.) Mills из диатомей, а также *Netrium digitus* (Ehr.) Itzigs. et Rothe и виды родов *Closterium* Nitzsch, *Euastrum* Ehr., *Cosmoastrum, Cosmarium* Corda, *Staurastrum* из десмидиевых водорослей.

С целью получения эталонного материала (для сравнения с другими водотоками подобного типа, но подверженными антропогенному влиянию) нами проведен сани-

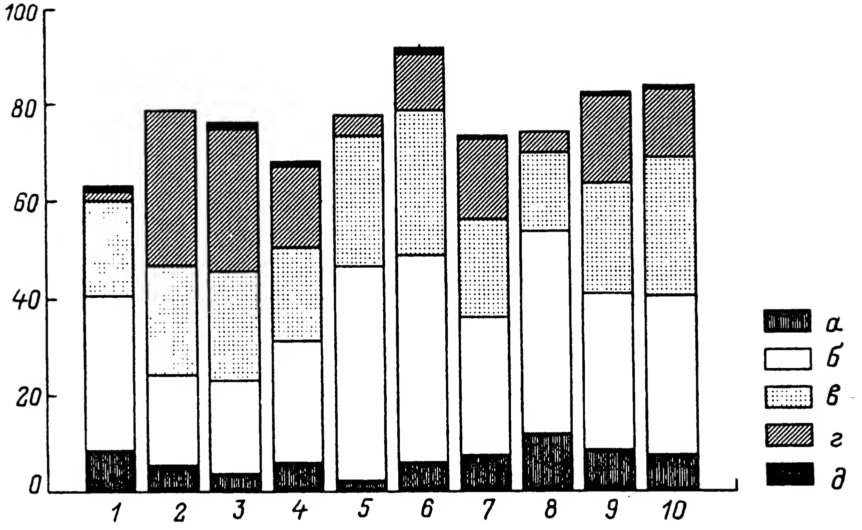


Рис. 4. Соотношение водорослей основных водоемов по отношению к pH воды.

а — алкалибионты, *б* — алкалифилы, *в* — индифференты, *г* — ацидофилы, *д* — ацидобионты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

тарно-биологический анализ качества воды водоемов Сихотэ-Алинского заповедника по методу F. Pantle, H. Buck (1955), А. В. Макрушина (1974) в соответствии со списками индикаторных организмов (Унифицированные..., 1977). Расчет индексов сапробности (*s*) проводился для каждой конкретной пробы и группировки водорослей. Полученные значения индексов и их изменения характеризовали зону самоочищения воды. Хотя обнаруженные виды-индикаторы принадлежали к 14 зонам и подзонам сапробности, впоследствии они были сгруппированы нами в 5 основных групп: ксено-, олиго-, бетамезо-, альфамезо- и полисапробионты.

Среди водорослей, обнаруженных в водоемах Сихотэ-Алинского заповедника, только 342 вида (40.3 %) являются показателями органического загрязнения воды. Наиболее представительной оказалась группа олигосапробионтов — 147 видов

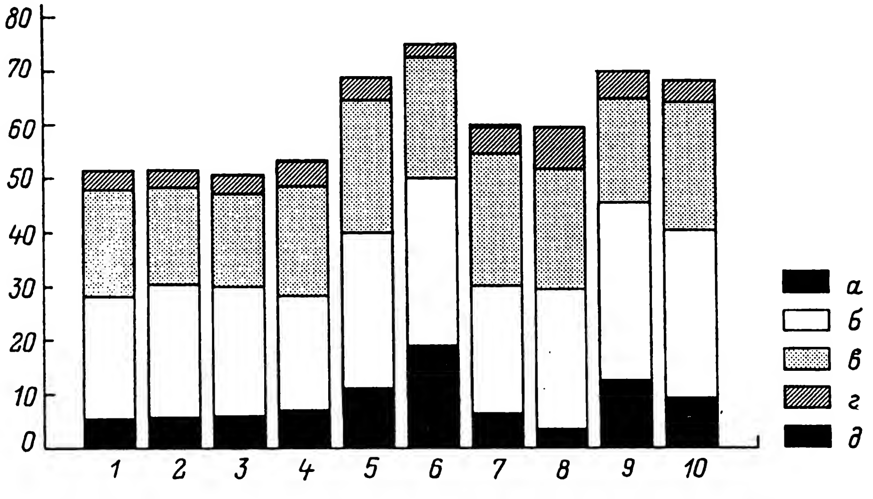


Рис. 5. Соотношение водорослей основных водоемов по группам сапробности.

а — ксеносапробионты, *б* — олигосапробионты, *в* — бетамезосапробионты, *г* — альфамезосапробионты, *д* — полисапробионты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Сапробные показатели водоемов заповедника

Водоем	Индекс сапробности	Зона самоочищения	Класс чистоты воды
Оз. Благодатное	1.22—2.40	о—β	II—III
Оз. Голубичное	1.48—1.58	о—β	II—III
Солонцовские озера:			
Царское	0.90—1.25	о	II
Сохатиное	1.34	о	II
Круглое	1.57	β	III
Мутное	1.26	о	II
Каменное	1.21	о	II
Бассейн р. Серебрянка:			
притоки	0.22—2.50	χ—β	I—III
верхнее течение	0.78—1.66	о—β	II—III
среднее течение	0.67—1.46	о	II
нижнее течение	1.30—2.02	о—β	II—III
устье	1.85—2.23	β	III
Бассейн р. Джигитовка	0.08—1.50	χ—о	I—II
Бассейн р. Колумбе	0.30—2.29	χ—β	I—III
Ключ Долгий	0.58—1.80	о—β	II—III
Временные водоемы	0.96—1.78	о—β	II—III

(17.4 %). Массовыми видами из числа олигосапробионтов являются *Navicula minuscula, Tabellaria fenestrata, T. flocculosa, Achnanthes minutissima, Cymbella naviculiformis* (Auersw.) Cl., *C. sinuata, Gomphonema angustatum, G. clavatum*. Лишь немного уступает ей по числу видов группа бетамезосапробионтов, представленная 126 видами (14.8 %): *Synedra ulna, Cymbella cistula, C. minuta, Gomphonema olivaceum, G. parvulum* и др. Водорослям-ксеносапробионтам (41 вид, или 4.8 %) принадлежит определяющая роль в обрастаниях рек и ключей заповедника. Сюда относятся *Hydrurus foetidus, Hannaea arcus, Diatoma hiemalis, D. mesodon, Meridion circulare, Cymbella cesatii, Didymosphenia geminata*. Представители группы альфамезосапробионтов (26 видов, 3.1 %) практически не играют важной роли в составе обрастаний, за исключением *Navicula cryptocephala* и *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. Эти виды выходят в разряд субдоминантов только в нижнем течении р. Серебрянка и иногда в озерах. Оба полисапробионта найдены единичными экземплярами.

Широта экологических условий в водоемах заповедника сказывается на распределении индикаторных видов в отдельных водоемах, что позволяет судить о качестве воды в них (рис. 5). Процентное содержание ксено- и олигосапробных видов наиболее велико в верхнем и среднем течениях р. Серебрянка, ее притоках, реках Джигитовка и Колумбе. Массовое вегетирование водорослей именно этих 2 групп определяет высокое качество воды вышеназванных водоемов. В озерах доля показательных видов во всех группах немного уменьшается; по-видимому, это происходит за счет увеличения видового состава организмов. Процентное содержание бетамезосапробионтов несколько снижается в озерах, а доля альфамезосапробных видов практически одинакова для всех обследованных водоемов, за исключением устья р. Серебрянка, где небольшое ухудшение качества воды объясняется влиянием бытовых вод пос. Терней.

Индексы сапробности, зоны самоочищения и классы чистоты воды обследованных водоемов приведены в таблице. Во всех водоемах Сихотэ-Алинского заповедника вода очень хорошего качества. Наиболее чистая вода отмечена в притоках р. Серебрянка, в ее верхнем и среднем течениях, в р. Джигитовка и ее притоках, в Солонцовских озерах. Отмечено плавное увеличение индекса сапробности от верховьев р. Серебрянка к ее устью, не приводящее, однако, к значительному ухудшению качества воды. Относительно высокие средние индексы сапробности в озерах Голубичное и Благодатное свидетельствуют о том, что на закрытые системы, которыми являются озера, даже незначительное естественное загрязнение (отмирание высших водных растений и опад листьев) влияет больше, чем на открытые речные. Солонцовские озера отличаются более высоким качеством воды, по-видимому, вследствие подтока родниковых вод. Незначительное повышение индексов сапробности в р. Колумбе вызвано, на наш взгляд, другим гидрологическим режимом этой реки.

Давая общую характеристику альгофлоры заповедника, необходимо отметить ее исключительное таксономическое и экологическое многообразие. Разнообразие видового состава водорослей и широта экологических спектров альгофлоры объясняется пестротой экологических условий водоемов заповедника: это и солоноватоводное оз. Благодатное, и пресноводные озера различного происхождения (Голубичное и Солонцовские), и реки восточного (Серебрянка, Джигитовка) и западного (Колумбе) склонов хребта Сихотэ-Алинь, различные по экологии участки р. Серебрянка (от верхнего течения до устьевой части), а также многочисленные временные водоемы. В целом альгофлора Сихотэ-Алинского заповедника характеризуется преобладанием бентосных и сублиторальных, олигогалобных, как алкалифильных, так и ацидофильных видов. Данные, полученные нами по качеству воды природных, ненарушенных водных экосистем заповедника (озер и рек), позволяют использовать их в качестве сравнительного эталонного материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-51019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева И. И., Ремигайло П. А. Водоросли Вилюйского водохранилища. Якутск, 1982. 116 с.

Ветренников В. В. Геологическое строение Сихотэ-Алинского государственного заповедника и Центрального Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского заповедника. 1976. Вып. 6. С. 1—167.

Водоросли. Справочник / Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Киев, 1989. 608 с.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение. М., 1951. 199 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1).

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных отложений Псковско-Чудского озера // Донные отложения Псковско-Чудского озера. Таллин, 1981. С. 56—73.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли в донных отложениях озер Юго-Восточной Латвии // Изменения в системе «водосбор—озеро» под влиянием антропогенного фактора. Л., 1983. С. 201—229.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Колесников Б. П. Горные озера Сихотэ-Алиня // Изв. ВГО. 1936. Т. 68. № 5. С. 666—676.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли. Конъюгаты, или сцеплянки (2). М.; Л., 1960. 706 с. (Флора споровых растений СССР. Т. 5. Вып. 1).

Кузьмин Г. В. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан, 1985. 41 с.

Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск, 1986. 288 с.

Лосева Э. И. Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л., 1982. 204 с.

Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л., 1974. 58 с.

Медведева Л. А. Материалы к флоре пресноводных водорослей Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 10—20.

Медведева Л. А. Материалы к альгофлоре р. Пещерная и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алинский заповедник) // Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 76—82.

Медведева Л. А. Альгофлора озера Голубичного (Сихотэ-Алинский заповедник) // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1986. С. 22—35.

Медведева Л. А. Альгофлора Солонцовских озер Сихотэ-Алинского заповедника // Сихотэ-Алинский биосферный район: фоновое состояние природных компонентов. Владивосток, 1987. С. 49—70.

Медведева Л. А. Материалы к альгофлоре реки Серебрянка и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алинский заповедник) // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 23—28.

Медведева Л. А. Водоросли озера Благодатное (Сихотэ-Алинский заповедник, Россия) // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 61—67.

Медведева Л. А. Диатомовые водоросли бассейна реки Серебрянка (Сихотэ-Алинский заповедник) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 46—56.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 186—205.

Скабичевская Н. А. Средне-позднечетвертичные диатомеи Приенисейского Севера // Труды. Вып. 544. М., 1984. 158 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. М., 1977. 91 с.

Харитонов В. Г. К изучению диатомовых водорослей пресных водоемов Чукотского полуострова // Флора и растительность Чукотки. Владивосток, 1978. С. 118—121.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли бентоса водоемов о. Врангеля // Новости сист. низш. раст. Л., 1981. Т. 18. С. 33—39.

Хурсевич Г. К. История развития диатомовой флоры озер Нарочанского бассейна. Минск, 1976. 152 с.

Charles D. F. Relationships between surface sediment diatom assemblages and lakewater characteristics in Adirondark lakes // Ecology. 1985. Vol. 66. N 3. P. 994—1011.

Cholnoky B. Die Ökologie der Diatomeen in Binnengewässern. Weinheim, 1968. 699 S.

Dixit S. S., Dickman M. D. Correlation of surface sediment diatoms with the present lake water pH in 28 Algoma lakes, Ontario, Canada // Hydrobiologia. 1986. Vol. 131. N 2. P. 133—143.

Hortobagyi T. The microflora in the settling and subsoil water enriching basins of the Budapest waterworks. Budapest, 1973. 341 p.

Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomen-Flora von Java, Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1937. Bd 15. N 2. S. 131—177; 1938. Bd 16. N 3. S. 187—295; 1939. Bd 16. N 4. S. 393—506.

Kolbe R. W. Öber Einschlussmittel für Diatomeen // Z. Wiss. Mikrosk. 1927. Bd 44. S. 196—211.

Meriläinen J. The diatom flora and the hydrogen-ion concentration of the water // Ann. Bot. Fenn. 1967. Vol. 4. N 1. P. 51—58.

Meriläinen J. The diatoms of the meromictic Lake Valkiajärvi, in the Finnish Lake District // Ann. Bot. Fenn. 1969. Vol. 6. N 2. P. 77—104.

Pantle F., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewasser und die Darstellung der Ergebnisse. 1955. Bd 96. N 18. 604 S.

Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—72.

Sladeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1986. T. 14. N 5. P. 555—566.

Watanabe T. Tolerant diatoms to inorganic acid and alkaline lakes and some evolutionary considerations // Diatom. Japan. J. Diatomology. 1985. Vol. 1. P. 21—31.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
E-mail: zoology@ibss.marine.su

Получено 14 I 1998

SUMMARY

Ecological analysis of the algae of the Sikhote-Alin biosphaeric reserve and adjacent territories is made. Algal flora of the reserve is represented by 670 species (including intraspecific taxa — 847) from nine divisions. Description of the algal flora according to their habitats as well as to water salinity, pH value and saprobity is presented. The character of distribution of different algal groups in dependence of ecological conditions of reservoirs are determined. Evaluation of water quality by saprobity of the algae is given.

УДК 581.526.33(470.1/.25) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© В. А. Смагин

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЗОТРОФНЫХ ТОПЕЙ, МОЧАЖИН ААПА-БОЛОТ, ЕРСЕЕВ БУГРИСТЫХ БОЛОТ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. A. SMAGIN. VEGETATION OF FEN, AAPA-MIRES AND PALSA-BOGS (POOLS) ON THE NORTH OF EUROPEAN RUSSIA

Для растительности мезотрофных болот севера России выделено 11 ассоциаций, относящихся к союзу Caricion lasiocarpae.

Ключевые слова: классификация растительности, мезотрофные болота, Русский Север, Caricion lasiocarpae.

В статье рассматриваются результаты классификации растительности, характерной для мезотрофных болот севера России. По сравнению с болотами Северо-Запада мезотрофная растительность на болотах севера России отличается большим разнообразием, и это связано с появлением новых местообитаний — здесь становятся широко распространенными аапа-болота, а на границе северной тайги и лесотундры — и бугристые болота. Нами здесь выделено 11 ассоциаций. Все они, согласно эколого-флористической классификации, относятся к союзу Caricion lasiocarpae.

Диагностическими видами союза являются: *Carex lasiocarpa*,[1] *C. chordorrhiza, Eriophorum polystachion, Menyanthes trifoliata, Equisetum fluviatile, Utricularia intermedia*. Наличие в составе сообществ ассоциаций союза этих видов дифференцирует их от сообществ ассоциаций союза Rhynchosporion albae, к которому относится большая часть сообществ, с доминированием *Scheuchzeria palustris, Rhynchospora alba, Baeothryon cespitosum, Eriophorum russeolum*, а также ряд сообществ, где в роли доминанта отмечены *Carex limosa* и *C. rariflora*. Сообщества с доминированием этих видов отнесены нами к разным ассоциациям разных союзов на основании наличия или отсутствия указанной группы дифференциальных видов. Ассоциации, отнесенные к союзу Rhynchosporion albae, рассмотрены ранее (Смагин, 1999).

1. Acc. Menyantho-Caricetum rariflorae nom. nov. (табл. 1, *1*; 2, *2*).

Диагностические виды: *Carex rariflora, C. rostrata, Menyanthes trifoliata, Equisetum fluviatile, Utricularia intermedia.*

Синонимы: Eriophorum angustifolium — Carex rariflora-soz. Steindersson 74; Carex rostrata — Carex rariflora — soz. Steindersson 74; Carex rariflora — soz. Steindersson 74.

Морфология. Сообщества ассоциации, как правило, имеют одноярусное строение. Выражен лишь осоковый ярус, но и он отличается малой сомкнутостью (общее покрытие 8—15 %). Образован он *Carex rariflora*, иногда с содоминированием *C. rostrata* и *Eriophorum polystachion*. В большинстве сообществ отмечен *Menyanthes trifoliata*, но сомкнутый ярус болотного разнотравья он образует очень редко. Кустарничков, за исключением встречающихся в ряде сообществ единичных экземпляров *Andromeda polifolia*, не отмечено. Не характерен для ассоциации и сомкнутый моховой ярус, он отмечен лишь в одном сообществе, где его образует *Scorpidium scorpioides* (покрытие 60 %). В остальных сообществах мхи либо отсутствуют, либо встречаются в незначительном количестве, либо, что тоже редко, формируют пятнадернины, общее проективное покрытие которых 15—25 %. Их слагают *Scorpidium scorpioides, Drepanocladus sendtneri, D. exannulatus, Sphagnum lindbergii*. Исключение представляют сообщества, отнесенные к субассоциации sphagnetosum subfulvii, имеющие сомкнутый сфагновый ярус.

Систематика, география, экология. Ассоциация представлена 21 описанием, причем все они сделаны в Мурманской обл., на территории Терского,

---

[1] Номенклатура видов дана в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Кировского, Ловозерского районов. Основным экотопом сообществ этой ассоциации являются мочажины аапа-болот, лишь одно сообщество отмечено в топком участке бугристого болота и одно — в приозерной топяной части болота. Все сообщества, за исключением одного, имеющего отличное от остальных местообитание, по видовому составу и строению сходны между собой и отнесены к типичной субассоциации. Уровень воды в занимаемых ими мочажинах и топяных участках лежит выше поверхности, мощность торфяной залежи обычно 0.5—1.0 м., редко достигает 2 м. Сообщества отличаются маловидовым составом. Субасс. sphagnetosum subfulvii представлена одним описанием. Это сообщество отличается от остальных наличием сомкнутого мохового яруса из *Sphagnum subfulvum.* Оно занимает иное местообитание — кочки, возвышающиеся среди приозерной топи, покрытой сообществом типичной субассоциации.

Является северным дериватом асс. Menyantho-Caricetum limosae.

2. Асс. Caricetum lividae. ass. nov. (табл. 1, *2*; 2, *3*).

Диагностические виды: *Carex livida, Menyanthes trifoliata.*

Синонимы: Carex limosa-chordorrhiza-livida — losbotten ass. Sjors 48; Carex limosa-chordorrhiza-livida-Juncus stygius ass. Sjors 48.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют одноярусное строение. Осоковый ярус с покрытием 8—20 % образуют *Carex livida, C. lasiocarpa, Eriophorum polystachion.* Присутствующая в составе большинства сообществ вахта не образует яруса болотного разнотравья. Кустарничков здесь практически нет, они представлены единичными экземплярами *Betula nana.* В составе сообществ ассоциации не играют заметной роли и мхи, моховой ярус отмечен лишь в одном сообществе, где его формирует *Drepanocladus badius.*

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 17 описаниями, сделанными на территории Терского, Кировского и Ловозерского районов Мурманской обл. Сообщества ассоциации располагаются в мочажинах аапа-болот и один раз отмечены в топи на бугристом болоте вблизи оз. Ловозера. Все описанные сообщества по флористическому составу, ярусному строению и внешнему облику сходны между собой, поэтому оснований для выделения внутриассоциационных единиц нет. Сообщества маловидовые. Уровень воды варьирует от –5 до +15 см, причем чаще лежит выше поверхности, мощность торфяной залежи меньше 1 м, редко достигает 1.5 м. Ареал ассоциации тесно взаимосвязан с районом распространения аапа-болот. Он охватывает западную часть рассматриваемого региона в пределах подзон средней и северной тайги. Кроме Мурманской обл. данная ассоциация встречается в Карелии, ряд ее сообществ описан в восточной приладожской части Карельского перешейка, где встречаются южные, оторванные от зоны сплошного распространения аапа-болота (Боч, Смагин, 1987). От описанных в Мурманской обл. они отличаются наличием в своем составе *Rhynchospora alba* и *Carex limosa* и, наоборот, отсутствием *Carex rariflora* и *Baeothryon cespitosum.*

Ассоциация, будучи редкой на Северо-Западе, на севере России является обычной, распространенной на ее болотах.

3. Асс. Menyantho-Scheuchzerietum palustris ass. nov. (табл. 1, *3*; 2, *5*).

Диагностические виды: *Scheuchzeria palustris, Menyanthes trifoliata, Eriophorum polystachion.*

Синонимы. В известной нам литературе синонимов нет.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2-ярусное строение. Верхний ярус образован *Scheuchzeria palustris* (проективное покрытие 10—20 %), ярус болотного разнотравья представлен *Menyanthes trifoliata* (покрытие 10—15 %). Из кустарничков бывает заметен лишь *Andromeda polifolia.* В составе сообществ ассоциации практически нет мхов.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена всего 4 описаниями, из них 3 сделаны в Терском р-не Мурманской обл. и 1 — в Белозерском р-не Вологодской обл. В Мурманской обл. сообщества ассоциации встречены в мочажинах аапа-болот, в Вологодской — сообщество занимает обширный участок

ТАБЛИЦА 1

Союз Caricion lasiocarpae. Ассоциации: Menyantho-Caricetum rariflorae (*1*), Caricetum lividae (*2*), Menyantho-Scheuchzerietum palustris (*3*), Menyantho-Baeothryetum cespitosae (*4*), Menyantho-Rhynchosporetum albae (*5*), Menyantho-Caricetum limosae (*6*), Caricetum rostratae (*7*), Caricetum lasiocarpae (*8*), Eriophoretum russeolii (*9*), Eriophoretum polystachii (*10*), Drepanoclado exannulati–Caricetum aquatilis (*11*)

Ассоциации	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Число описаний	21	17	4	27	12	26	74	43	2	12	41
Виды											
Carex rariflora	V1	II+	III1	II+			r+	r+			
C. livida	II+	V1		II+							
Scheuchzeria palustris	I+		V2	I+	V1	V1	II+	II+			I+
Baeothryon cespitosum	I+	III+		V1		I+	+				
Rhynchospora alba			II+		V2	+					
Carex limosa			II+	II+	V1	V2	III1	III1		I1	II+
C. rostrata	III1	I+	III+	I+		II+	V2	III1	V1	III1	III1
C. lasiocarpa	I+	IV1	I+	I+			I+	V2		III1	r+
Eriophorum russeolum	+	+		II+			+		V2	+	II+
E. polystachion	II+	V1	IV+	V2	I+	I+	I+	II+	V1	V2	II+
Carex aquatilis							r+				V3
Д. в. Caricion lasiocarpae											
Menyanthes trifoliata	IV1	IV1	IV1	IV1	V2	IV1	III1	IV1	III+	IV1	I+
Equisetum fluviatile	II+	II+	III1	I+	II+	III1	II+	III1		I+	I+
Carex chordorrhiza	II+	I+	II+	+	+	I+	I+	III1		+	I+
Utricularia intermedia	II+	II+		II+	III1	I+	r+	+		I+	r+
Д. в. Oxycocco-Sphagnetea											
Betula nana		II+		II+	II+	II+	III	r+	III+		III1
Andromeda polifolia	II+	I+	III	IV1	V1	IV1	III1	IV1		I+	II+
Oxycoccus palustris	+	+		III+	IV+	V+	IV1	V1		I+	I+
Eriophorum vaginatum	I+	+		II+	+	III+	III1	III			
Chamaedaphne calyculata				I+	II+	III+	IV1	III+		I+	r+
Sphagnum magellanicum				r+	I+	III1	III	III		+1	+

Д. в. Caricion elatae											
Comarum palustre						I+	I+	III1	III+	III1	IV1
Naumburgia thyrsiflora							++	II+	III3		I+
Carex cinerea						++	I+	I+	III1	II1	I+
Calamagrostis neglecta							++	++			r+
Sphagnum riparium							I2	+1	V5	I1	II2
Прочие виды											
Drosera anglica	III+	IV+	II+	IV+	II+	III+	r+			II+	
Drepanocladus exannulatus	++	++	II+	++	+1	I+	++	++		+1	I1
Scorpidium scorpioides	++	II+		III1		r+				III1	
Sphagnum majus	++	++	III1	++	III1	II2	+1		III3		+1
S. balticum	++			r+	III1	+1	+2	+1			
S. lindbergii	III1			+1			I2	r+		+1	III4
S. fallax						III4	III4	II3			II2
S. angustifolium						I+	II3	III4		+1	I1
S. papillosum	++			III1	II+	II2	I+				
S. obtusum					II2	+2	r1	+1			
S. subsecundum		++		++	II2	+1	r+	+1			I+
S. jensenii					+2	I2					
S. subfulvum	+1			+1							

Примечание. В таблицах 1—3: Д. в. — диагностические виды; римские цифры — классы постоянства (r — < 5 %, «+» — 5—10 %, I — 10—20 %, II — 20—40 %, III — 40—60 %, IV — 60—80 %, V — > 80 %); арабские цифры — классы проективного покрытия («+» — < 1 %, 1 — 1—5 %, 2 — 6—15 %, 3 — 16—25 %, 4 — 26—50 %, 5 — > 50 %).

ТАБЛИЦА 2

Ассоциации Menyantho-Baeothryetum cespitosae (*1*), Menyantho-Caricetum rariflorae (*2*), Caricetum lividae (*3*), Menyantho-Caricetum limosae (*4*), Menyantho-Scheuchzerietum palustris (*5*), Menyantho-Rhynchosporetum albae (*6*), Eriophoretum russeolii (*7*), Eriophoretum polystachii (*8*)

Ассоциация	*1*			*2*		*3*	*4*						*5*	*6*		*7*	*8*		
Субассоциация	а	б	в	а	в		г	д	е	ж	з	в		з	в		б	и	в
Число описаний	1	1	25	2	19	17	10	6	3	2	2	3	4	3	9	2	1	2	9
Виды:																			
Характерные виды ассоциаций																			
Baeothryon cespitosum	V1	V2	V1		I+	III+		III+	II+										
Carex rariflora			II+	V1	V1	II+							III1						
C. livida			II+		II+	V1													
C. limosa		V1	II+				V2	V1	V2	V2	V2	V2	II+	V1	V1				II1
Scheuchzeria palustris			I+	III+	I+		V1	V1	V1	V2		II+	V2	V2	V1				
Rhynchospora alba												II+		V3	V2				
Eriophorum russeolum	V1		II+		+	+										V2		III+	
E. polystachion	V1		V2	III+	II+	V1			II+	III+		II+	IV+		II+	V1	V2	V2	V2
Д. в. Caricion lasiocarpae																			
Menyanthes trifoliata	V1	V2	IV1	V1	IV1	IV1	III2	V1	IV1	V1	V3	V2	V2	V2	V2	III+		III1	IV1
Equisetum fluviatile	V1		I+	III+	II+	II+	III1	I+		V1	V1		III1	IV1	II+			III1	I+
Carex chordorrhiza	V1	V1			II+	I+	I+					II+	II+	II1	I+			III1	
C. lasiocarpa		V1	I+	III+	I+	IV1				III1		II+	I+						III1
C. rostrata	V1		I+	III+	III1	I+	II+	II+	II+		V1	I+	III+			V1			IV1
Utricularia intermedia			II+		II+	II+				V1		III1		II1	III1				II+
Д. в. Oxycocco-Sphagnetea																			
Andromeda polifolia	V1	V+	IV1	III1	II+	+	IV1	V1	IV+	III1	III1	II+	II1	V1	V1				II+
Oxycoccus palustris	V1		III+	III+	+	+	V1	V+	IV+	V1	V+	II+		V1	III+			III1	I+
Eriophorum vaginatum			II+	III1	I+	+	III+	V+	II1			+		II+					
Betula nana		V+	II+			II+	II1			III+				II+	II+	III+			
Chamaedaphne calyculata			I+				IV1	I+		V1		I+		IV+	I+			III+	I+
Drosera rotundifolia	V1		I+			+	II+	V1		III+		+		IV+	II+				I+
Vaccinium uliginosum			+		+		I+												
Ledum palustre																III+		III+	

Rubus chamaemorus			+																
Sphagnum magellanicum			r+				IV2	V1	II1						I+				I1
Д. в. Magnocaricion elatae																			
Comarum palustre							I+			III1		+				III+	V2	V3	II+
Naumburgia thyrsiflora																III3			
Carex cinerea							I+					I+				III1	V2	V2	
Д. в. Rhynchosporion albae																			
Sphagnum balticum			r+		+						III3	+		IV2	II1				
S. majus	V5		+		I+	+	I1	III3		III2		+1	III1		II1	III3			
S. lindbergii			+1	III2	II1	+													I1
Характерные виды субассоциаций																			
Sphagnum fallax							V5	IV2											
S. riparium																V5		V5	I+
S. obtusum											V5			IV4	II1				
S. jensenii								I+	V5					II3					
S. subsecundum		V1	r+							V5				IV2	II2				
S. papillosum			II1		I+		I1	V5	II1			I+		II1	II+				
S. subfulvum	V4			V4	+														I+
S. teres		V5															V4		
Прочие виды																			
Drosera anglica	V+	V1	IV+		III1	IV+	II+	III+	IV+	III1		III+	II+	IV+	V1				III+
Carex rotundata		V1	II+		I+	+													
Tofieldia pusilla			+																
Juncus stygius		V+	I+																
Baeothryon alpinum		V1		III+										II1	II+				II+
Scorpidium scorpioides			II1		I1	II+						+1							III1
Drepanocladus exannulatus			+		I+	+	I+		II+				II+		I1		V4		II2
D. fluitans					+														I1
Calliergon stramineum					+									II+					I+
Cladopodiella fluitans			+1		+									II1	I1				
Sphagnum compactum		V3	I1						II+			+							I+

Примечание. Субассоциации: а — Sphagnetosum subfulvii, б — sphagnetosum teretis, в — typicum, г — sphagnetosum fallacis, д — sphagnetosum papillosi, е — sphagnetosum jensenii, ж — sphagnetosum subsecundi, з — sphagnetosum obtusi, и — sphagnetosum riparii.

прибрежной топи на крупном низинном болоте. Внутриассоциационных единиц не выделено. Сообщества сходны по строению и флористическому составу, лишь описанное в Вологодской обл. отличается наличием в своем составе *Rhynchospora alba* и *Carex limosa*. На болотах Северо-Запада ассоциация не отмечена. Средний состав сообществ — 7 видов сосудистых растений и 1 вид мха. Уровень воды лежит на поверхности торфа или чуть выше, мощность торфяной залежи 0.5—1.0 м на Кольском п-ове и до 2 м в Вологодской обл. Ассоциация является довольно редкой на болотах севера России, а на болотах Северо-Запада не встречена ни разу.

4. Асс. Menyantho-Baeothryetum cespitosae. ass. nov. (табл. 1, *4*; 2, *1*).

Диагностические виды: *Baeothryon cespitosum, Menyanthes trifoliata, Oxycoccus palustris*.

Синонимы. В известной нам литературе синонимов нет.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 1—2-ярусное строение. Во всех сообществах выражен осоковый ярус, в сложении которого принимает участие пухонос, в большинстве из них — в качестве доминанта. В ряде сообществ роль доминанта играют *Eriophorum polystachion, Carex limosa, C. lasiocarpa*. Общее проективное покрытие слагающих его видов 10—25 %. В двух сообществах отмечен разреженный (покрытие 12—15 %) ярус тростника. *Menyanthes trifoliata* есть в составе всех описанных сообществ, но отличается малым покрытием и яруса болотного разнотравья не образует. Кустарнички в отличие от предыдущих ассоциаций здесь имеют высокую степень постоянства (*Andromeda polifolia, Oxycoccus palustris, Betula nana*), но представлены в небольшом количестве. В большинстве сообществ нет мохового яруса, а в тех немногочисленных сообществах, где он есть, его образует *Scorpidium scorpioides*. Сообщества, где есть моховой ярус, образованный сфагновыми мхами, рассматриваются в ранге субассоциаций.

Систематика, география, экология. Ассоциация представлена 27 описаниями, большая часть которых сделана в Мурманской обл. Кроме того, ряд сообществ описан в Архангельской обл. и одно — в Вытегорском р-не Вологодской обл. На территории Мурманской обл. сообщества ассоциации располагаются в мочажинах аапа-болот. В Архангельской обл. они описаны в топях мезотрофных болот, в Вологодской обл. — в мочажине аапа-комплекса.

Ассоциация подразделяется на 3 субассоциации. Бóльшая часть описаний (25) относится к типичной субассоциации. Ее сообщества отличаются отсутствием мохового яруса, лишь один раз отмечен таковой из *Scorpidium scorpioides*. По признаку доминирования в осоковом ярусе внутри субассоциации выделены фации: Baeothryon cespitosum (типичная), Carex lasiocarpa, C. limosa, Eriophorum polystachion, Phragmites australis. Субасс. sphagnetosum teretis представлена одним описанием, сделанным на аапа-болоте в Ловозерском р-не Мурманской обл. В Мурманской обл., на низких кочках, возвышающихся среди топи, описано также сообщество, отнесенное к субасс. sphagnetosum subfulvii.

От асс. Sphagno-Baeothryetum cespitosae данная ассоциация отличается постоянным присутствием мезотрофных видов группы вахты и отсутствием олиготрофных кустарничков, трав (морошка), мхов. Уровень воды в сообществах типичной субассоциации лежит выше поверхности торфа. Мощность торфяной залежи в Мурманской обл. 0.4—1.0 м, в Архангельской — 4 м. Ассоциация распространена на болотах Севера, будучи приурочена к зоне распространения аапа-болот — основного ее экотопа. Южнее подзоны средней тайги не встречена, самым южным ее описанием является сделанное на Карельском перешейке вблизи побережья Ладожского озера на небольшом аапа-болоте, находящемся южнее зоны сплошного распространения. Это сообщество, как и описанное в Архангельской обл., отличается наличием в своем составе *Rhynchospora alba*.

Ассоциация распространена на Лапландских аапа-болотах; южнее, на территории Северо-Запада, встречается очень редко.

5. Acc. Menyantho-Rhynchosporetum albae nom. nov. (табл. 1, *5*; 2, *6*).

Диагностические виды: *Rhynchospora alba, Menyanthes trifoliata, Utricularia intermedia.*

Синонимы: Rhynchospora alba — Scorpidium scorpioides ass. Osvald 23; Menyanthes trifoliata — Sphagnum inundatum small ass. Rhynchospora alba var. Halmer 62.

Морфология. Ассоциация имеет разреженный травяной ярус, образованный очеретником и вахтой, но в ряде сообществ его покрытие достигает 60 %. В его составе бывают заметны *Carex limosa* и *Eriophorum polystachion*. Кустарничков очень мало, из них постоянством отличается только *Andromeda polifolia*. Моховой ярус, или отсутствует, или образован *Sphagnum obtusum, S. jensenii, S. subsecundum.*

Систематика, экология, география. Большая часть (8) описаний ассоциации сделана на территории Ленинградской обл., в пределах Северо-Запада. Сообщества ассоциации располагаются в обводненных топяных участках мезотрофных болот, в мочажинах аапа-болот, лежащих южнее зоны своего сплошного распространения. Непосредственно на территории севера России ассоциация описана 4 раза: 3 описания сделаны в Белозерском р-не Вологодской обл., 1 — в Вельском р-не Архангельской обл. В Вологодской обл. ее сообщества встречены в окраинных частях крупного низинного болота, в Архангельской — занимают гряды-плато (85—90 % площади комплекса) в грядово-озерковом аапа-комплексе.

Ассоциация является редкой, находящейся на восточной границе своего ареала.

6. Acc. Menyantho-Caricetum limosae nom. nov. (табл. 1, *6*; 2, *4*).

Диагностические виды: *Carex limosa, Menyanthes trifoliata.*

Синонимы: Carex limosa — Amblystegium scorpioides — ass. Osvald 23; Caricetum limosae scorpidietosum Braun 68; Carex limosa — Sphagnum obtusum ass. Osvald 23; Menyanthes trifoliata — Sphagnum inundatum small ass. Carex limosa var. Halmer 62.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2—3-ярусное строение. Осоковый ярус сформирован видом-доминантом, в ряде сообществ — с заметным участием *Scheuchzeria palustris, Eriophorum polystachion, Equisetum fluviatile.* Ярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata* есть не во всех сообществах, он характерен для субассоциаций sphagnetosum jensenii, sphagnetosum subsecundi, sphagnetosum obtusi. Моховой сфагновый ярус сплошным ковром покрывает поверхность торфа в большинстве сообществ.

Систематика, география, экология. Ассоциация представлена 26 описаниями, сделанными в Архангельской и Вологодской областях и в Республике Коми. От сообществ асс. Caricetum limosae она дифференцируется присутствием видов группы вахты: *Menyanthes trifoliata, Carex lasiocarpa, Equisetum fluviatile, Utricularia intermedia.* По видам-доминантам эдификаторного мохового яруса она делится на 6 субассоциаций. Наибольшее число описаний (10) относится к субасс. sphagnetosum fallacis. 3 сообщества встречены в западной части Архангельской обл., 2 — в юго-западной части Республики Коми, 5 — в восточной приуральской части. Все они расположены в открытых топяных участках мезотрофных болот, где уровень воды лежит вблизи поверхности (от –8 до +5 см), мощность торфяной залежи варьирует от 0.5 до 4 м. Содоминантом в моховом ярусе выступают *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum.* К субасс. sphagnetosum papillosum отнесены 6 сообществ, описанных в восточной приуральской части Республики Коми. Они занимают гряды, а иногда и мочажины в аапа-комплексе. Вахта отмечена в составе всех описанных сообществ, но она не образует ярус болотного разнотравья. Во всех описаниях отмечена *Oxycoccus microcarpus*, что является отличием от других субассоциаций. Содоминантом топяной осоки является шейхцерия. В моховом ярусе роль содоминанта часто выполняет *Sphagnum majus*. В небольшом количестве постоянно присутствует *S. magellanicum*. Уровень воды лежит на глубине от –5 до –10 см. Субасс. sphagnetosum jensenii представлена 3 описаниями, сделанными в Приморском и Холмогорском районах Архангельской обл. и в Вытегорском р-не Вологодской обл. Сообщества ассоциации занимают мочажины в аапа-комплексе. Сообщества имеют

3-ярусное строение (вахта образует ярус разнотравья). Топяной осоке содоминирует шейхцерия. Моховой ковер моновидовой. Уровень воды от +5 до –5 см, мощность торфяной залежи от 2 до 4 м. Субасс. sphagnetosum subsecundi описана дважды: в юго-западной части Республики Коми и в Белозерском р-не Вологодской обл. В Коми ее сообщество встречено в лагге крупного мезотрофного болота, в Вологодской обл. — на краю низинного болота. По ярусному строению сообществ сходна с предыдущей субассоциацией, но в верхнем ярусе наряду с шейхцерией содоминирует *Equisetum fluviatile*, а в ярусе болотного разнотравья кроме вахты бывает заметен сабельник. Уровень воды лежит вблизи поверхности. Субасс. sphagnetosum obtusi также представлена 2 описаниями, сделанными в лагге верхового болота в Емецком р-не Архангельской обл. Сообщества 3-ярусные, топяной осоке содоминирует хвощ, ярус болотного разнотравья из вахты отличается достаточной сомкнутостью (20 %). Уровень воды находится на поверхности. Типичная субассоциация включает сообщества, где нет мохового (сфагнового) яруса. Таких описаний сделано 3. Эти сообщества занимают обводненные участки мезотрофных болот. Уровень воды лежит выше поверхности торфа (+5—+12 см). Сообщества этой субассоциации 2-ярусные, оба яруса монодоминантные. Субассоциация описана в Архангельской и Вологодской областях.

Ассоциация распространена в южной части рассматриваемого региона; будучи распространенной на мезотрофных болотах таежной зоны, севернее уступает место сообществам асс. Menyantho-Caricetum rariflorae.

7. Асс. Caricetum lasiocarpae. Osvald 23 (табл. 1, *8*; 3, *1*).

Диагностические виды: *Carex lasiocarpa, C. chordorrhiza, Menyanthes trifoliata, Equisetum fluviatile*.

Синонимы: Carex filiformis — weissmoore Cajander 13; Sphagno-Caricetum lasiocarpae Steffen 31; Caricetum lasiocarpae Janas 33; Carex lasiocarpa — Sphagnum inundatum ass. Osvald 23.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют, как правило, 3-ярусное строение, реже 2-ярусное. Верхний осоковый ярус образован осокой шерстистоплодной, иногда с содоминированием хвоща, реже — *Carex limosa* и *Eriophorum vaginatum*. Ярус болотного разнотравья отмечен примерно в половине из описанных сообществ. Его образуют 2 вида — *Menyanthes trifoliata* и *Comarum palustre*, и лишь в одном сообществе с ними содоминирует третий вид — *Naumburgia thyrsiflora*. В моховом ярусе в роли доминанта отмечены 9 видов, они иногда при участии еще ряда видов образуют сплошной сфагновый ковер.

Систематика, география, экология. Ассоциация представлена 43 описаниями, сделанными во всех частях рассматриваемого региона. По виду-доминанту мохового эдификаторного яруса ассоциация подразделена на 7 субассоциаций, которые по видовому составу и занимаемым экотопам можно отнести к 2 группам. Первая группа включает в себя 3 субассоциации. Субасс. sphagnetosum angustifolii представлена 16 описаниями, сделанными в Терском р-не Мурманской обл. (2 описания), в Архангельской (4) и Вологодской (4) областях, в восточной (4) и юго-западной (2) частях Республики Коми. Сообщества этой субассоциации отличает 2-ярусное строение, ярус болотного разнотравья отмечен лишь в 4 описаниях. Моховой ярус — монодоминантный, имеется лишь постоянная примесь в небольшом количестве *Sphagnum magellanicum*. Субассоциация занимает значительные площади на открытых мезотрофных болотах и окрайках верховых болот. Уровень воды лежит на глубине 4—20 см, торфяная залежь, как правило, маломощная — от 0.4 до 1 м. Субасс. sphagnetosum fallacis представлена 13 описаниями, сделанными в Вологодской (6), Архангельской (4) областях, в восточной (1) и юго-западной (2) частях Республики Коми. По ярусному строению и занимаемым экотопам сообщества этой субассоциации сходны с сообществами предыдущей. В составе сообществ обеих субассоциаций заметны кустарнички: *Oxycoccus palustris, Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata*. Субасс. sphagnetosum baltici включает в себя 4 сообщества, описанные в Терском р-не Мурманской обл. (2), в Архангельской (1) и Вологодской

(1) областях. Сообщества 3-ярусные. Содоминантом верхнего яруса часто является *Eriophorum vaginatum*. Ярус болотного разнотравья образован вахтой, моховой ярус, как правило, является монодоминантным. Субассоциация приурочена к мочажинам в аапа-комплексе и окрайкам верховых болот. Уровень воды от –2 до –12 см. Для сообществ всех 3 рассмотренных субассоциаций характерно постоянное присутствие кустарничков, *Eriophorum vaginatum, Sphagnum magellanicum* и, наоборот, отсутствие или редкое появление единичных экземпляров мезоевтрофных видов группы *Comarum palustre*. Субасс. sphagnetosum centralis представлена 4 описаниями, сделанными в Архангельской (2), Вологодской (1) областях и Терском р-не Мурманской обл. (1). Она носит переходный характер между заметно отличающимися друг от друга двумя группами субассоциаций. В составе ее сообществ отмечены дифференциальные виды обеих групп. Отличительным признаком субассоциации является постоянное присутствие в составе сообществ зеленых мхов — *Polytrichum commune, P. alpestre, Aulacomnium palustre* и др. Сообщества субассоциации располагаются на мезотрофных болотах, часто приозерных, иногда с древостоем паркового типа. Уровень воды лежит на глубине 0.15—0.30 м, мощность торфяной залежи 0.5—1.5 м. Субасс. sphagnetosum riparii представлена 2 описаниями, сделанными в Архангельской обл. и в юго-западной части Республики Коми. В верхнем ярусе содоминантом осоки шерстистоплодной является хвощ, общее покрытие растений верхнего яруса невелико — 10—15 %. Зато сомкнутым (покрытие 35—50 %) становится ярус болотного разнотравья из вахты и сабельника, причем покрытие последнего больше. Моховой ковер монодоминантный и маловидовой. Сообщества встречены на болоте, расположенном в ложбине стока, в лагге болота. Уровень воды от –5 до –12 см, мощность торфяной залежи 0.5—1.5 м. Субасс. sphagnetosum obtusi также представлена 2 описаниями, сделанными в Вологодской обл. Они отличаются 2-ярусным строением. В верхнем ярусе содоминируют *Carex lasiocarpa* и *Equisetum fluviatile*, общее покрытие которых 20—35 %, моховой ярус монодоминантный. Вахта и сабельник представлены в небольшом количестве и яруса не образуют. Местообитанием сообществ является лагг верхового болота. Уровень воды от –2 до –12 см, мощность торфяной залежи не превышает 2 м. Субасс. sphagnetosum contorti представлена 2 описаниями, сделанными в Вологодской обл. Верхний ярус слагают те же 2 вида, что и в сообществах 2 предыдущих субассоциаций. Ярус болотного разнотравья формирует сабельник, в моховом ярусе кроме доминанта бывает заметен *Sphagnum warnstorfii*. Сообщества субассоциации описаны на низинном болоте, в кочкарном комплексе они занимают межкочья (на кочках — сообщества асс. Cariceto lasiocarpae — Sphagnetum warnstorfii). Все 3 субассоциации характеризуются наличием видов группы сабельника (*Comarum palustre, Naumburgia thyrsiflora, Epilobium palustre, Peucedanum palustre, Stellaria palustris*) и отсутствием олиготрофных и мезоолиготрофных кустарничков и трав. Кустарнички представлены лишь клюквой. От сообществ, описанных на болотах Северо-Запада, почти ничем не отличаются.

8. Асс. Caricetum rostratae Rubel 12 ex Osvald 23 emend (табл. 1, *7*; 3, *2*).

Диагностические виды: *Carex rostrata, Menyanthes trifoliata*.

Синонимы: Carex rostrata — Moore Cajander, Carex rostrata — Sphagnum apiculatum Osvald 23, Sphagno-Caricetum rostratae Steffen 31.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2—3-ярусное строение. Верхний осоковый ярус сформирован видом доминантом, иногда ему содоминируют *Eriophorum vaginatum, Carex limosa, C. cinerea, Equisetum fluviatile*. Ярус болотного разнотравья для большинства сообществ нехарактерен, он развит в сообществах субассоциаций sphagnetosum obtusi и sphagnetosum riparii. Моховой ярус — сплошной ковер из сфагновых мхов, как правило, монодоминантный. В роли доминанта эдификаторного мохового яруса выступают 7 видов сфагновых мхов.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 74 описаниями, сделанными в разных частях региона. По признаку доминирования в моховом ярусе она подразделена на 7 субассоциаций, которые можно разделить на 2 группы,

ТАБЛИЦА 3

Ассоциации Caricetum lasiocarpae (*1*), Caricetum rostratae (*2*), Drepanoclado exannulati–Caricetum aquatilis (*3*)

Ассоциация	*1*							*2*							*3*				
Субассоциация	а	б	в	г	д	е	ж	а	з	б	в	и	д	е	к	д	з	б	в
Число описаний	4	13	16	4	2	2	2	6	9	28	20	1	7	3	16	2	15	4	4
Виды:																			
Характерные виды ассоциаций																			
Carex lasiocarpa	V2	V2	V2	V2	V1	V3	V2	I+	I+	I+	I+				+				
C. rostrata	III1	+1	III1	II+		V+		V2	V2	V2	V2	V3	V2	V1	II1		II1	II+	
C. aquatilis													II+		V3	V3	V2	V3	V3
Д. в. Caricion lasiocarpae																			
Menyanthes trifoliata	IV2	III1	IV1	V2	V2	V1		IV1	III1	III2	III1	V+	III1	V2	II2		+		
Equisetum fluviatile	II+	II+	III1	V1	V1	V2	V2		I+	I+	II1		III+	V2	II+	V+	I+		
Eriophorum polystachion	II+	II+	II+	IV+					III+	I+	I+		II+	II+	II+	V1	I+		III1
Carex chordorrhiza	II1	I+	III1	IV1	V+	V1			I+	+	I+		II1	II2	II1		+		
Utricularia intermedia		+			III+	III+								II+	I+				
Д. в. Oxycocco-Sphagnetea																			
Oxycoccus palustris	IV1	V1	V1	V1	V1	III1	V1	V1	III+	IV1	V1		III1	V1	+		+	II1	IV1
Andromeda polifolia	V1	V1	IV1	V1		V+		V1	IV1	III1	III1				+		II+	II+	V1
Betula nana	II+	II1	III1	III1				II1	IV+	II1	II1			II+			IV1	IV1	IV1
Chamaedaphne calyculata	II1	V1	V1	IV1	III1	V1	III+	III+	I+	IV1	IV1			IV1			+		
Eriophorum vaginatum	V1	IV1	II1	II+				V1	III1	III1	III1				+		I+		
Drosera rotundifolia		II+	II+	III+				IV1	II+	I+	I+			II+					II+
Ledum palustre	II+	II+	I+	II+	III+				I+		II+								
Vaccinium uliginosum	II+	I+	+	II+	III+				I+	+	I+								II+
Sphagnum magellanicum	II2	IV2	II2	II1		V2		IV1		II1	III2			II1	I1				
S. fuscum	II1	+	+1						I+										
Rubus chamaemorus			+						II+						+		III+	IV+	III+
Д. в. Magnocaricetalia																			
Comarum palustre		+	III1	IV2	V3	V1	V2			+	+		V2	V2	V2	V+	II1	III1	II+
Naumburgia thyrsiflora			II+		III+	V1	III+			r+			II+	II1	I+				

Carex cinerea			I+	IV1	III+		III+		I+	I+	++		III1		II+		++		
Calamagrostis neglecta				III+			III+			r+	++				I1				
Epilobium palustre			I+	II+	III+	III+	III+				++		II+	II+	II+				
Stellaria palustris						III+	III+								++				
Характерные виды субассоциаций																			
Sphagnum balticum	**V5**							**V5**							++		I+	II+	
S. majus	II2											**V5**	II1		I1			II2	
S. lindbergii			++						**V5**				I1				**V5**	III+	
S. fallax		**IV5**	++						I1	**V5**				II1			III2	**V5**	
S. angustifolium	II1	II1	**V5**	IV3				II1	I1	I1	**V5**						I1		**V5**
S. centrale		I1	+	**V4**	III1						+								
S. riparium					**V5**				I1		+		**V5**		I1	**V5**	II1		II2
S. obtusum						**V5**								**V5**					
S. contortum							**V5**												
Д. в. Rhynchosporion albae																			
Carex limosa		II+	II1	IV1	III+	V1		V1	III1	II+	II1	V1	III+	IV1	II1		++	III1	
Scheuchzeria palustris	II+	III1	II+					V+	I+	II+	I+			II1					
Прочие виды																			
Aulacomnium palustre			++	III1						++			I+		I+			II+	II+
Polytrichum alpestre	II1	IV1	II+	III1				II1		I+	++			I+			++	III+	
P. commune				III+						I+	++					III1	++	IV+	III1
Calliergon stramineum			I1	III1		III+			III1		++		IV1	II+	II1		III+		II1
Drepanocladus exannulatus	II1			II+					II1				I1	II+	III3				
D. fluitans	II+		I+	II1					II1	++			I1		I1		III+		
Sphagnum papillosum	II1			II1				III2	II1	r+				II1					
S. subsecundum		+1	I1											II1	II2				
S. warnstorfii			I+	III2			III2												

Примечание. Субассоциации: а — sphagnetosum baltici, б — sphagnetosum fallacis, в — sphagnetosum angustifolii, г — sphagnetosum centralis, д — sphagnetosum riparii, е — sphagnetosum obtusi, ж — sphagnetosum contorti, з — sphagnetosum lindbergii, и — sphagnetosum majii, к — typicum.

имеющие заметные флористические различия. К первой группе следует отнести 5 субассоциаций, ко второй — 2.

К субасс. sphagnetosum fallacis относится наибольшее число описанных сообществ — 28. Они встречены в Вологодской (13) и Архангельской (5) областях, в восточной (4), северо-восточной (2) и юго-западной (4) частях Республики Коми. Как правило, сообщества 2-ярусные, и оба яруса монодоминантные. Очень редко в роли доминанта оказывается *Eriophorum vaginatum.* В составе сообществ заметны *Oxycoccus palustris, Andromeda polifolia.* Сообщества субассоциации занимают обширные площади на открытых мезотрофных болотах и в окраинных частях верховых болот. Уровень воды отмечен на глубинах от 0 до 25 см, мощность торфяной залежи варьирует от 0.3 до 4 м. Субасс. sphagnetosum angustifolii представлена 20 описаниями, сделанными в Архангельской (6), Вологодской (9), Мурманской (1) областях, в восточной (3) и юго-западной (1) частях Республики Коми. Большая часть сообществ 2-ярусные. Оба яруса монодоминантные; осоковый ярус имеет покрытие 10—35 %, моховой ярус выглядит как сплошной ковер из сфагнов. Третий ярус болотного разнотравья из вахты отмечен в каждом четвертом из описанных сообществ. Значительным покрытием отличается клюква. Ее сообщества занимают те же местообитания, что и сообщества предыдущей субассоциации. Уровень воды лежит на глубине от 8 до 20 см, мощность торфяной залежи 1—3 м. Субасс. sphagnetosum lindbergii представлена 9 описаниями, сделанными в Мурманской (5) обл. и в северо-восточной части Республики Коми (4). Сообщества субассоциации 2-ярусные, ярусы монодоминантные. Описания, сделанные в северном Приуралье, отличаются более бедным видовым составом. Здесь отсутствует клюква, встреченная во всех описаниях, сделанных в Мурманской обл. В составе этой субассоциации наибольшим постоянством отличается *Betula nana.* Распространена субассоциация в мочажинах аапа-болот, в топях бугристых болот, в обводненных центральных и окраинных частях болот. Уровень воды находится на разной глубине, от –18 до +5 см, мощность торфяной залежи не превышает 1 м. Субасс. sphagnetosum baltici представлена 6 описаниями, сделанными в Архангельской (4) и Вологодской (2) областях. Ярус болотного разнотравья из вахты отмечен лишь в одном сообществе. Содоминантом осоки является *Eriophorum vaginatum.* Моховой ярус монодоминантный. Располагаются эти сообщества в открытых частях мезотрофных болот (чистях), иногда в мочажинах и низких грядах аапа-комплексов. Уровень воды залегает вблизи поверхности, от –1 до –12 см, мощность торфяной залежи 0.5—3.0 м. Субасс. sphagnetosum majii представлена всего одним описанием, сделанным в топи кочкарно-топяного комплекса на мезотрофном болоте в Архангельской обл.

Для большей части сообществ этих субассоциаций характерно наличие олигомезотрофных кустарничков, пушицы влагалищной и отсутствие мезоевтрофных видов группы сабельника. Для оставшихся 2 субассоциаций, наоборот, характерно наличие мезоевтрофных видов группы сабельника и отсутствие кустарничков.

Субасс. sphagnetosum riparii представлена 7 описаниями, сделанными в Мурманской (1) и Архангельской (1) областях, в восточной (2) и северо-восточной (3) частях Республики Коми. Сообщества имеют 3-ярусное строение. Ярус болотного разнотравья образует *Comarum palustre.* Содоминантом *Carex rostrata* в ряде сообществ является *C. cinerea.* Моховой ярус, как правило, монодоминантный и даже моновидовой, но в сообществах, описанных на северо-востоке Республики Коми, в роли содоминантов отмечены *Sphagnum majus, Drepanocladus fluitans, D. exannulatus, Calliergon stramineum.* Сообщества субассоциации встречены в лагтах, склоновых топях, рукавах стока с болот. Уровень воды от –3 до –17 см, мощность торфяной залежи 0.5—2.0 м. Субасс. sphagnetosum obtusi представлена 3 описаниями, сделанными в Архангельской (1) и Вологодской (2) областях, в лаговых частях болот. Сообщества 3-ярусные. Сомкнутый ярус болотного разнотравья образуют сабельник, вахта, иногда *Naumburgia thyrsiflora.* Содоминантом осоки является хвощ. Моховой ярус монодоминантный. В составе сообществ этой субассоциации отмечено наибольшее число мезоевтрофных видов. Уровень воды от –2 до –10 см, мощность торфяной залежи 0.5—1.0 м.

9. Ass. Drepanoclado exannulati — Caricetum aquatilis Nordh. 28 emend (табл. 1, *11*; 3, *3*).

Диагностические виды: *Carex aquatilis, Comarum palustre.*

Синонимы: Carex aquatilis — ass. Fries 13.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2-ярусное строение. Моховой ярус — сплошной ковер, образованный одним или, что реже, несколькими видами сфагновых мхов. Осоковый ярус монодоминантный. Его покрытие 10—30 %, чаще 15—25 %, и лишь в отдельных сообществах достигает 50—60 %. Иное строение имеют сообщества типичной субассоциации: в них моховой ярус отсутствует или образован бриевыми мхами. Везде есть ярус болотного разнотравья.

Систематика, география, экология. Ассоциация описана в северной части рассматриваемого региона, где является весьма распространенной. Она представлена 41 описанием. По доминанту мохового яруса подразделена на 5 субассоциаций.

Наибольшее число описаний (16) отнесено к типичной субассоциации, характеризующейся отсутствием сфагнового яруса. Половина из них сделана в северо-восточной части Республики Коми, 5 — в Мурманской, 2 — в Архангельской, 1 — в Вологодской областях. Моховой ярус или отсутствует, или образован бриевыми мхами, чаще всего — *Drepanocladus exannulatus.* Почти во всех сообществах есть ярус болотного разнотравья, главным образователем которого служит *Comarum palustre*, иногда ему содоминирует *Menyanthes trifoliata*, и один раз (в Вологодской обл.) — *Naumburgia thyrsiflora.* Осоковый ярус в сообществах этой субассоциации отличается наибольшим покрытием, он монодоминантный. Главным местообитанием служат окрайки болот; заболоченные старицы; края болот, граничащие с рекой или озером; обводненные западины в кочкарно-западинных комплексах. Уровень воды лежит выше поверхности почвы, мощность торфяной залежи меньше 1 м, иногда торфа нет вообще.

Субасс. sphagnetosum lindbergii также широко распространена — описана 15 раз. Все описания сделаны в северо-восточной части Республики Коми. Сообщества имеют 2-ярусное строение. В моховом ярусе в роли содоминанта отмечен *Sphagnum fallax*, в осоковом — *Eriophorum russeolum, Carex magellanica.* Вахта встречена лишь в одном сообществе, сабельник — в каждом втором, но яруса болотного разнотравья не образует. Из кустарничков наиболее заметен *Betula nana.* Сообщества субассоциации располагаются в обводненных топях — «чистях» в центре болот, на прибрежных склоновых частях болот, в межкочьях кочкарно-западинных комплексов, в рукавах стока с болот. Уровень воды лежит на глубине от –2 до –20 см, мощность торфяной залежи 0.25—0.75 м. Субасс. sphagnetosum riparii представлена лишь 2 описаниями, сделанными также на северо-востоке Республики Коми. Они встречены в центральной обводненной части болота, где уровень воды лежит на поверхности, мощность торфяной залежи варьирует от 0.5 до 1.25 м. Сообщества маловидовые, 2-ярусные, оба яруса монодоминантные. В составе обоих сообществ отмечен *Eriophorum scheuchzeri.* Субасс. sphagnetosum fallacis представлена 4 описаниями, сделанными в северо-восточной части Республики Коми (2), в Мурманской (1) и Архангельской (1) областях. Сообщества 2-ярусные, оба яруса монодоминантные. Из мезотрофных видов отмечен лишь сабельник, в 3 из 4 сообществ отмечены *Betula nana* и *Rubus chamaemorus.* Располагаются сообщества в несильно обводненных межкочьях кочкарно-топяных комплексов и в открытых топях-коврах. Уровень воды лежит на глубине 20—25 см, торфяная залежь маломощная, 0.3—0.5 м. Субасс. sphagnetosum angustifolii представлена 4 описаниями, сделанными в Мурманской обл. По ярусному строению и видовому составу они подобны сообществам предыдущей субассоциации, но здесь отмечена клюква. Сообщества располагаются на ровных, открытых топяных участках, но часто и на невысоких (до 0.3 м) кочках. Уровень воды и мощность торфяной залежи идентичны таковым под сообществами субасс. sphagnetosum fallacis.

Ассоциация характерна для болот севера России, она встречается в подзонах северной тайги и лесотундры, южнее ее нет. Она является северным дериватом ассоциаций Caricetum rostratae и Caricetum vesicariae.

10. Асс. Eriophoretum russeolii ass nov. (табл. 1, *9*; 2, *7*).

Диагностические виды: *Eriophorum russeolum, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata.*

Синонимы: Caricetum rotundatae faz. Eriophorum russeolii Fries 13.

Морфология. Ассоциация имеет 2—3-ярусное строение. В осоковом ярусе в качестве содоминанта отмечен *Carex cinerea.* Моховой ярус иногда отсутствует, иногда представляет собой сплошной ковер. Ярус болотного разнотравья образуют *Menyanthes trifoliata, Calla palustris, Naumburgia thyrsiflora.*

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена всего лишь 3 описаниями, сделанными в Мурманской обл. (1) и в северо-восточной части Республики Коми (2), что не позволяет выделить внутриассоциационные единицы. В 2 сообществах есть сплошной ярус из *Sphagnum riparium,* в одном — нет. В Республике Коми сообщества ассоциации отмечены в мочажинах аапа-болот и в русле внутризалежного стока, пересекающего болото; в Мурманской обл. — на приозерной части болота. Последнее сообщество отличается сомкнутым ярусом болотного разнотравья из *Calla palustris* и *Naumburgia thyrsiflora.* Ассоциация характерна лишь для северных болот, встречена вблизи границы лесотундры. Сообщества довольно редкие. От сообществ ассоциации Sphagno-Eriophoretum russeolii отличаются наличием группы мезотрофных и мезоевтрофных видов.

11. Асс. Eriophoretum polystachii Nordh. 28 (табл. 1, *10*; 2, *8*).

Диагностические виды: *Eriophorum polystachion, Menyanthes trifoliata.*

Синонимы: Eriophorum polystachium — Sphagnum riparium ass. Osvald 25, Sphagnetum riparii eriophoretosum angustifolii Dahl 56, Eriophorum angustifolium Gesellschaften Dierssen 82.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2—3-ярусное строение. Верхний осоковый ярус (покрытие 10—25 %) образован *Eriophorum polystachion*, которому в ряде сообществ содоминируют *Carex cinerea* и *C. rotundata.* Ярус болотного разнотравья образуют вахта и сабельник. Моховой ярус для большинства сообществ нехарактерен, но иногда его формируют *Sphagnum riparium, S. teres.*

Систематика, экология, география. От сообществ асс. Sphagno-Eriophoretum polystachii дифференцирует наличие в составе мезотрофных и мезоевтрофных видов групп вахты и сабельника, а также отсутствие олиготрофных и мезоолиготрофных кустарничков и трав. Ассоциация описана 12 раз, 10 описаний сделано в Мурманской обл. и 2 — в Архангельской. Ассоциация подразделена на 3 субассоциации.

Субасс. typicum включает в себя наибольшее число описаний (9). Все они сделаны в Мурманской обл. Ее сообщества имеют ярус (покрытие 15—35 %) из пушицы, иногда к ней присоединяется *Carex rotundata.* Ярус болотного разнотравья из вахты очень разреженный (покрытие 5—20 %). Моховой ярус отсутствует. Бо́льшая часть этих сообществ встречена в ерсеях и окраинных топях бугристых болот, меньшая — в мочажинах аапа-болот. Уровень воды 0—+15 см, мощность торфяной залежи 0.2—0.8 м. Субасс. sphagnetosum teretis представлена всего 1 описанием, сделанным в Ловозерском р-не Мурманской обл. Это сообщество располагается на небольшой террасе склонового болота. Моховой ярус наполовину сложен *Sphagnum teres*, наполовину — *Drepanocladus exannulatus.* В осоковом ярусе пушице содоминирует *Carex cinerea.* Ярус болотного разнотравья образует сабельник. Субасс. sphagnetosum riparii представлена 2 описаниями, сделанными в ерсее бугристого болота и в лагге мезотрофного болота. Сообщества сходны с сообществами предыдущей субассоциации: осоковый ярус образован теми же 2 видами, ярус болотного разнотравья — сабельником. Моховой ярус — сплошной ковер из *Sphagnum riparium.* Уровень воды от –5 до –10 см, торфяная залежь имеет мощность около 1 м.

Ассоциация характерна для болот севера России — ерсеев и мочажин аапа-болот. На болотах Северо-Запада встречена единично.

Растительность «открытых» необлесенных мезотрофных болот Русского Севера, как и растительность олиготрофных топей, имеет много сходств и различий с растительностью однотипных болот в северо-западном регионе. Различия нарастают по мере движения на север, в северной части подзоны северной тайги, граничащей с лесотундрой, набор представленных ассоциаций союза Caricion lasiocarpae полностью меняется. В южной части рассматриваемого региона в пределах подзон средней и южной (юг Вологодской обл. и Республики Коми) тайги мезотрофные болота представлены в виде отдельных, часто больших болотных массивов или фрагментов верховых, прилагговых окраинных топей, русел внутризалежных стоков. Покрывающая их растительность почти аналогична таковой на тех же местообитаниях на Северо-Западе. Наибольшие площади занимают сообщества ассоциаций Caricetum rostratae, Caricetum lasiocarpae, Menyantho-Caricetum limosae. Здесь отсутствуют или единично встречены в западной части региона сообщества асс. Menyantho-Rhynchosporetum albae, встреченные на болотах Северо-Запада. В подзоне северной тайги преобладающим типом болот становятся аапа-болота. В их мочажинах в западной части региона наибольшую площадь занимают сообщества ассоциаций Menyantho-Caricetum rariflorae, Menyantho-Baeothryetum cespitosae, Caricetum lividae. Все эти сообщества имеют строгую зональную приуроченность и тесно связаны с определенным типом болот; южнее подзоны северной тайги, за исключением сообществ последней ассоциации, они не встречены. По мере приближения к границам лесотундры меняются преобладающий тип болот и соответственно состав растительности. В ерсеях, окраинных топях бугристых болот, в рукавах стока с болот, в обводненных межкочьях кочкарно-западинных комплексов преобладают сообщества Caricetum aquatilis и Eriophoretum polystachii, встречаются сообщества асс. Eriophoretum russeolii. Из распространенных южнее на этих широтах встречается асс. Caricetum rostratae, но представленная только субассоциациями sphagnetosum lindbergii и sphagnetosum riparii. Всего в составе союза выделено 11 ассоциаций, которые можно подразделить на 3 группы. Первая (подсоюз Caricenion rariflorae) включает в себя ассоциации Menyantho-Caricetum rariflorae, Caricetum lividae, Menyantho-Scheuchzerietum palustris. Они дифференцируются от остальных почти полным отсутствием видов, характерных для класса Oxycocco-Sphagnetea и союза Rhynchosporion albae (*Rhynchospora alba, Eriophorum vaginatum* и, за исключением двух ассоциаций, *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*), а также полным отсутствием видов, характерных для класса Phragmiti-Magnocaricetea (группы *Comarum palustre*). Сообщества этих ассоциаций располагаются в топких мочажинах аапа-болот, отличаются отсутствием сфагнового яруса, мхи представлены *Drepanocladus exannulatus, Scorpidium scorpioides*. Вторую группу (подсоюз Oxycoccenion palustris) составляют ассоциации Menyantho-Baeothryetum cespitosae, Menyantho-Rhynchosporetum albae, Menyantho-Caricetum limosae, Caricetum rostratae, Caricetum lasiocarpae. Их характерной особенностью является наличие в составе сообществ как видов, диагностических для союза Caricion lasiocarpae (они преобладают численно и доминируют во всех ярусах), так и видов, характерных для класса Oxycocco-Sphagnetea и союза Rhynchosporion albae. Здесь появляются виды группы сабельника, диагностические для класса Phragmiti-Magnocaricetea. Особенно заметны они в составе сообществ Caricetum lasiocarpae. Сообщества этих ассоциаций располагаются в менее обводненных мочажинах аапа-болот, в межкочьях кочкарно-западинных и кочкарно-топяных аапа-комплексов, в обширных топях мезотрофных болот (последние три ассоциации). В третью группу (подсоюз Sphagnenion riparii) входят ассоциации Eriophoretum russeolii, Eriophoretum polystachii, Drepanoclado exannulati — Caricetum aquatilis. Они характеризуются значительным участием в составе сообществ видов класса Phragmiti-Magnocaricetea. Диагностические виды класса Oxycocco-Sphagnetea представлены лишь *Betula nana*. В моховом ярусе сообществ этих ассоциаций наиболее заметную роль играет *Sphagnum riparium*. Сообщества располагаются в ерсеях бугристых болот, в открытых обводненных топях, занимающих окраинные части бугристых болот. Асс. Drepanoclado exannulati — Caricetum aquatilis несет переходные черты к растительности союза Magnocaricion elatae класса Phragmiti-Magnocaricetea. Бóльшая часть из описанных нами ассоциаций встречены и на севере Западной Европы (Osvald, 1923; Sjors, 1948;

Dierssen, 1982), но по составу сообществ они имеют существенные отличия, что отражается на субассоциационном составе. Так, асс. Caricetum rostratae в Скандинавии и на Британских о-вах представлена сообществами субассоциаций sphagnetosum pulchrii, sphagnetosum palustris, sphagnetosum auriculati. Объединяет их только наличие сообществ субасс. sphagnetosum lindbergii. Асс. Caricetum lasiocarpae, описанная на Британских о-вах, существенно отличается от описанной нами, она представлена субассоциациями sphagnetosum auriculati, campyllietosum stellati, не встреченными на севере России. Их сообщества отличаются более многовидовым составом, многие из отмеченных там видов нами встречены только на ключевых болотах. Асс. Drepanoclado exannulati — Caricetum aquatilis на севере Швеции, Норвегии и Исландии близка по составу сообществ к описанной нами и представлена субассоциациями sphagnetosum riparii, scorpidietosum scorpidioidi, drepanocladietosum exannulati (typicum), но там отмечены евтрофные виды, не характерные для описанных нами сообществ, — *Paludella squarrosa, Campyllium stellatum.* Асс. Menyantho-Baeothryetum cespitosae на территории Западной Европы не представлена. Там есть асс. Trichophoro-Sphagnetum compacti, олигомезотрофная, близкая к ранее описанной нами асс. Sphagneto-Baeothryetum cespitosae, а асс. Drepanoclado revolventis — Trichophoretum cespitosae имеет более евтрофный характер и отличается более многовидовым составом. Caricetum lividae встречена на Британских о-вах и в Скандинавии. Caricetum rariflorae subass. Drepanocladus revolventis близка к описанной нами Menyantho-Caricetum rariflorae, но более евтрофная и многовидовая. Сообщества, аналогичные описанным нами и отнесенным к асс. Eriophoretum russeolii, встречены в Норвегии и на севере Финляндии. В Скандинавии и на Британских о-вах отмечены и сообщества ассоциаций Eriophoretum polystachii и Menyantho-Caricetum limosae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Смагин В. А. Редкие ассоциации болот Северо-Запада европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 106—116.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Смагин В. А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот европейского севера России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 104—116.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moor NW-Europas. Geneve, 1982. 382 p.

Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse // Sv. Vaxtsociol. Salsk. Uppsala, 1923. Handl. I. 436 p.

Sjors H. Myrvegetation i Bergslagen. Uppsala, 1948. 299 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 X 1997

SUMMARY

The classification of vegetation of fens, aapa-mires and palsa bogs in the Russian North was made. Eleven associations included into alliance Caricion lasiocarpae, order Scheuchzerietalia palustris, class Scheuchzerio-Caricetea nigrae were distinguished. The vegetation of these mires differs markely from this in North-West region, being more variable.

УДК 581.524 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© В. Б. Гедых

РАЗМЕЩЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНОМ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛОЖЕНИЯ В РЕЛЬЕФЕ И РЕЖИМА ОСВЕЩЕНИЯ

V. B. GEDYKH. DISTRIBUTION OF SOME PLANTS IN *VACCINIUM VITIS-IDAEA* PINE FORESTS IN DEPENDENCE OF A POSITION IN RELIEF AND REGIME OF ILLUMINATION

Приведены данные о приуроченности вида *Vaccinium vitis-idaea* и его спутников к элементам рельефа и продолжительности освещения в спелом сосняке брусничном и на прилегающей вырубке.

Ключевые слова: брусника, сосняк брусничный, комплекс видов, экспозиция, освещенность, вырубка.

Горизонтальная структура ценопопуляций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. обусловлена особенностями местообитания (Пихлик, Баранова, 1988; Пааль, Пааль, 1989).

Цель нашего исследования — изучить связи комплекса видов сосняка брусничного с элементами рельефа и продолжительностью солнечного освещения в сопоставлении с таковыми на свежеоблесенной вырубке.

Материал и методика

На юго-востоке Республики Беларусь в Приборском лесничестве Гомельского лесхоза в спелом сосняке брусничном и на прилегающей недавно облесенной вырубке обилие 12 видов растений сопоставлено с их позицией в рельефе и продолжительностью освещения. Заложены 2 пробные площади размером 20 × 160 м; примерно треть одной из них пришлась на вырубку с обильным естественным возобновлением березы, недавно засаженную сосной. Тип леса — сосняк брусничный Pinetum vacciniosum, эдафотоп A_2, ассоциация сосняк вейниково-брусничный, II класс бонитета, состав древостоя 10С + Д, возраст 100 лет, местоположение повышенное, рельеф волнистый, почва дерново-подзолистая песчаная свежая. Естественное возобновление сосны *Pinus silvestris* L. группами, в подлеске дуб *Quercus robur* L., береза *Betula verrucosa* Ehrh., рябина *Sorbus aucuparia* L. Живой напочвенный покров образуют *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt. и *Dicranum undulatum* Ehrh., по сплошному ковру которых местами сплошь, пятнами и единично расселились *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Calluna vulgaris* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Convallaria majalis* L. и *Festuca ovina* L. Методом крупномасштабного картирования определена пространственная изменчивость 2 признаков обилия каждого из 12 перечисленных видов и сопоставлена с инструментальными оценками перепадов высот и продолжительности прямого солнечного освещения.

Для разметки участка при картировании использован тонкий одножильный электропровод с яркой изоляцией, разделенный на 5-метровые отрезки, завершающиеся застежками, заводимыми в отверстия треугольных узлов крепления. В натуре два 20-метровых шнура соединяли пятью 5-метровыми стяжками и фиксировали колышками так, что получалась четырехсекционная трансекта длиной 20 м и шириной 5 м, вписывающаяся в торец пробной площади, ориентированной меридионально. Наносили на клетчатую бумагу проекцию каждого вида в масштабе 1 : 2500. Затем, вынося один из 20-метровых шнуров вперед на 5 м и перебросив стяжки, оценивали обстановку на прилегающей полосе и т. д. В каждом 25-метровом квадрате (секции) определяли 2 признака обилия каждого из 12 исследованных видов. Учитывали диаметр на высоте груди (*D*, см) и число стволов (*N*, шт./25 м^2) старых сосен, число стволиков (*N*, шт./25 м^2) и максимальную высоту (*H*, м) подроста сосны и подлеска из дуба, березы и рябины. У кустарничков, трав и мхов определяли локальную встречаемость в пределах секции (ЛВ, %) и проективное покрытие в наиболее характерном пункте секции (ПП, %). Таким образом был получен исходный материал для 40 секций на вырубке и 124 секций в лесу.

Для измерения продолжительности прямого солнечного освещения использовали идею горизонтоскопа Тонне (Stephan, 1966) в нашей модификации (Гедых, 1977). Долю прямого солнечного освещения в центре каждой секции определяли по числу ячеек купола прибора, отразивших окна в пологе, межкронные промежутки и другие просветы, выразив их в процентах к общему числу ячеек.

От трудоемкой и сопряженной с вытаптыванием живого напочвенного покрова традиционной нивелировки пришлось отказаться в пользу вполне доступного одному работающему способа гипсометрической съемки транспортиром (Ярошенко, 1961), несколько его усовершенствовав. Наш транспортир изготовлен из плексигласового полудиска, отградуирован (с интервалами 2.5, 5 и 10°) и снабжен тоже прозрачной стрелкой-отвесом. В углах полудиска имеются отверстия, усиленные металлическими вкладышами для крепления застежками к растяжкам (каждая длиной по 2.4 м). Концы растяжек соединены застежками со стойками, имеющими нижние упоры и верхние шарнирные противовесы, уравновешивающие провисание транспортира. Для замера втыкаем в почву одну из стоек (до упора) и затем, натянув растяжки, вторую стойку, добиваясь их соосности, после чего по отклонению стрелки транспортира от вертикали определяем угол крутизны склона (КС, град). Каждую секцию обмеряли по периметру, что при фиксированной ориентации пробных площадей, трансект и секций позволяет определить экспозицию (Е), которую выразили в баллах: 0 (южная), 0.5 (юго-западная), 1 (юго-восточная, западная), 2 (восточная, северо-западная), 2.5 (северо-восточная) и 3 (северная) балла. При расстоянии между стойками 5 м одному градусу уклона отвечает перепад высоты 8.7 ≈ 9 см, что позволило оценить относительную высоту каждой секции (ОВ, м) и выполнить объемное изображение пробных площадей.

Рассматривая данные с каждой секции как повторность, мы вычислили средние и дисперсии по каждому признаку и коэффициенты корреляции между ними (Дьяконов, 1989).

Результаты и их обсуждение

После завершения съемочных работ появилась возможность оценить и соотнести пределы изменчивости исследованных экологических характеристик и показателей обилия растений, отразивших особенности каждой секции пробных площадей. В лесу и на вырубке размах колебаний элементов рельефа довольно велик, но средние величины довольно близки. Если слагаемые рельефа (ОВ, КС и Е) различаются несущественно, то продолжительность прямого солнечного освещения (ППО) на вырубке троекратно превосходит таковую под пологом леса.

Несомненный интерес представляет параллельное сравнение данных по изменению обилия всех растительных компонентов обоих участков (табл. 1). Изменчивость диаметров стволов старых сосен оказалась невысокой в отличие от числа ее стволов в секции. Максимальная высота и численность соснового подроста несколько больше на вырубке, что и понятно, если принять во внимание сохранившийся островок ее довольно рослого естественного возобновления и недавние посадки леса. Высота дубового подроста (скорее, подлеска) в лесу и на вырубке почти не различается, тогда как число стволиков в лесу вдвое выше. Напротив, березовый подрост обильнее на вырубке, а различия в высотах тоже невелики. Изменчивость числа стволиков рябины выше, чем различия по высоте.

Локальная (в пределах секции) встречаемость (ЛВ) брусники почти вдвое выше в лесу, но проективное ее покрытие (ПП) выше на вырубке. Встречаемость черники выше в лесу при почти константном покрытии. Вереск же по обоим показателям лучше себя чувствует на вырубке, а его антагонистом нужно признать ландыш, явно предпочитающий лесную тень, что, впрочем, характерно и для овсяницы, но в меньшей степени. Встречаемость вейника относительно стабильна, а покрытие уменьшается под пологом леса, что роднит его реакцию с таковой брусники.

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость показателей обилия растений под пологом и на вырубке

№ п/п	Вид	Показатель обилия	Под пологом леса		На вырубке	
			$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	C_V, %	$\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$	C_V, %
1	*Pinus silvestris*	*D*, см	33.1 ± 0.7	20		
		N, шт.	1.0 ± 0.1	87		
2	То же, подрост	*H*, м	1.9 ± 0.2	113	2.3 ± 0.4	103
		N, шт.	2.7 ± 0.3	107	5.2 ± 0.8	100
3	*Quercus robur*	*H*, м	0.9 ± 0.1	70	0.9 ± 0.1	56
		N, шт.	2.8 ± 0.2	83	1.3 ± 0.3	105
4	*Betula verrucosa*	*H*, м	2.2 ± 0.2	74	2.2 ± 0.1	40
		N, шт.	5.6 ± 1.1	136	42.9 ± 5.2	76
5	*Sorbus aucuparia*	*H*, м	2.2 ± 0.1	38		
		N, шт.	3.7 ± 0.3	87		
6	*Vaccinium vitis-idaea*	ЛВ, %	42.7 ± 3.5	86	21.3 ± 4.5	108
		ПП, %	6.2 ± 0.4	64	22.9 ± 3.7	82
7	*V. myrtillus*	ЛВ, %	12.6 ± 3.8	120	3.8 ± 1.1	63
		ПП, %	21.3 ± 2.6	67	22.0 ± 3.3	34
8	*Calluna vulgaris*	ЛВ, %	4.1 ± 0.4	69	7.1 ± 1.1	92
		ПП, %	12.0 ± 1.2	78	14.2 ± 2.1	91
9	*Convallaria majalis*	ЛВ, %	28.5 ± 4.0	93	5.6 ± 3.1	225
		ПП, %	14.9 ± 1.6	73	5.5 ± 2.4	173
10	*Calamagrostis epigeios*	ЛВ, %	27.4 ± 2.8	102	23.6 ± 5.1	119
		ПП, %	12.1 ± 1.0	82	26.9 ± 3.6	74
11	*Festuca ovina*	ЛВ, %	7.2 ± 0.3	106	2.5 ± 1.1	187
		ПП, %	6.7 ± 0.6	89	4.7 ± 2.0	188
12	*Pleurozium schreberi*	ПП, %	75.8 ± 1.6	24	41.4 ± 3.6	53
13	*Dicranum undulatum*	ПП, %	24.3 ± 1.5	67	56.9 ± 3.5	91
14	Оба мха	ЛВ, %	93.7 ± 1.2	14	73.6 ± 3.6	31

Примечание. $\bar{x}\pm S_{\bar{x}}$ — средняя арифметическая и ее ошибка, C_V — коэффициент вариации.

Изменения проективного покрытия шреберии и дикранума диаметрально противоположны: если первая доминирует в лесу, то второй — на вырубке. Совместная локальная встречаемость обоих мхов выше в лесу, несколько снижаясь на вырубке из-за борозд с отвалами, оставленных плугом при посадке сосны.

Если проективное покрытие и локальную (внутри секции) встречаемость можно принять за тактический ход в развитии растения, то общая встречаемость (межсекционная) является результатом стратегии развития. Сопоставление тенденций изменения этих показателей с выходом из леса на вырубку позволяет четче отделить «светолюбивые виды» от «тенелюбивых». После рубки преимущество получили береза, вереск и дикранум, а в проигрыше оказались дуб, рябина, черника, ландыш, овсяница и отчасти шреберия. Реакция брусники неоднозначна: общая и локальная встречаемости ее на вырубке упали при возросшем в уцелевших пятнах проективном покрытии и даже плодоношении. Встречаемости вейника весьма стабильны.

Констатация характеристик обилия каждого вида, сложившихся в контрастных условиях, проливает некоторый свет на его экологические нужды, но лишь намечает направление связи. Прямую и более полную оценку реакции растений на освещение и позицию в рельефе дает полный корреляционный анализ (табл. 2).

Если принять граничное значение коэффициента корреляции $R = 0.3$, то существенными придется признать следующие связи в лесу: высоты дубового возобновления с относительной высотой, высоты и численности березок с крутизной склона, покрытия черники с высотой, покрытия вереска с крутизной склона и встречаемости ландыша с высотой.

ТАБЛИЦА 2

Скоррелированность обилия растений с параметрами среды в лесу и на вырубке

Вид	Показатель обилия	Параметры среды в лесу				Параметры среды на вырубке			
		ОВ	КС	Е	ППО	ОВ	КС	Е	ППО
1	*D*, см	−0.14	−0.11	+0.09	−0.12				
	N, шт.	−0.05	−0.01	−0.03	+0.05				
2	*H*, м	−0.17	−0.27	+0.06	−0.03	−0.05	−0.28	−0.05	−0.09
	N, шт.	−0.09	−0.19	+0.11	+0.12	+0.29	−0.17	−0.20	−0.18
3	*H*, м	+0.41	+0.19	+0.05	−0.12	+0.53	−0.01	+0.17	+0.001
	N, шт.	+0.14	−0.07	−0.02	−0.11	+0.44	+0.23	+0.16	−0.11
4	*H*, м	+0.08	+0.31	−0.07	−0.13	+0.15	+0.05	+0.08	−0.03
	N, шт.	−0.06	+0.09	+0.19	+0.51	+0.15	+0.12	−0.04	+0.02
5	*H*, м	+0.18	−0.02	+0.03	−0.30				
	N, шт.	−0.05	+0.17	−0.04	−0.05				
6	ЛВ, %	−0.23	−0.25	+0.22	−0.07	+0.34	+0.57	+0.25	−0.15
	ПП, %	−0.20	−0.29	+0.35	−0.22	+0.30	+0.66	+0.25	−0.41
7	ЛВ, %	−0.16	−0.04	+0.16	−0.01	+0.93	+0.90	+0.80	−0.84
	ПП, %	−0.48	−0.25	−0.26	−0.16	+0.44	+0.60	+0.64	−0.70
8	ЛВ, %	−0.11	+0.12	−0.15	+0.10	+0.12	+0.08	+0.03	−0.09
	ПП, %	+0.29	+0.48	−0.25	+0.26	+0.28	+0.08	−0.06	−0.35
9	ЛВ, %	−0.43	−0.05	−0.21	−0.11	+0.37	+0.09	+0.11	−0.04
	ПП, %	−0.27	−0.12	−0.15	−0.28	+0.36	+0.13	+0.10	−0.36
10	ЛВ, %	−0.12	+0.02	−0.15	−0.12	−0.10	+0.04	+0.10	+0.33
	ПП, %	−0.14	−0.02	+0.06	−0.18	−0.23	−0.13	−0.07	+0.21
11	ЛВ, %	+0.24	+0.16	−0.19	−0.01	+0.06	−0.11	+0.12	−0.35
	ПП, %	−0.04	−0.02	−0.14	−0.15	+0.15	−0.05	+0.18	−0.54
12	ПП, %	−0.23	−0.25	+0.36	−0.25	−0.16	+0.26	+0.07	+0.02
13	ПП, %	+0.25	+0.29	+0.37	+0.12	−0.15	+0.30	−0.04	+0.11
14	ЛВ, %	+0.04	+0.18	+0.004	−0.12	+0.28	+0.26	−0.12	−0.30

Примечание. Виды: *1—14* — те же, что и в табл. 1. Е — экспозиция, балл; КС — крутизна склона, град; ОВ — относительная высота, м; ППО — продолжительность прямого солнечного освещения, % от таковой открытого места.

На вырубке обилие растений теснее связано с параметрами среды. Высота и численность дубового подроста скоррелированы с высотой, крутизной склона и в меньшей степени с экспозицией. Встречаемость и покрытие брусники тоже положительно скоррелированы со всеми элементами рельефа на вырубке, отрицательно реагируя на избыток освещения. Данные по чернике, несмотря на высокую корреляцию, настораживают из-за крайне низкой встречаемости на вырубке, хотя в целом ее реакции тождественны таковым брусники. И покрытие, и встречаемость ландыша положительно скоррелированы с высотой, но отрицательно — с продолжительным освещением, характерным в условиях вырубки. Как и черника, ландыш на вырубке тяготеет к островкам возобновления сосны. Реакции овсяницы и вейника на длительность освещения прямо противоположны.

Не перечисляя все прочие связи, укажем, что часть видов по некоторым зависимостям на вырубке и в лесу дают примеры инверсии по знаку корреляции. Например, инвертны реакции брусники, черники и ландыша на относительную высоту, напротив, связи дубового подроста с этим показателем константны.

Логическим завершением первого этапа исследований стало построение на основе вычисленных корреляций экологических рядов растений, существенно различных в лесу и на вырубке (табл. 3).

Причины различий в позиции одного и того же вида в каждом из приведенных рядов многоплановы, но некоторые предварительные суждения уже формируются. У некоторых видов имеет место нетождественность реакций на экологическую обстановку в период начального поселения и последующего роста. Многое говорит за то,

ТАБЛИЦА 3

Экологические ряды растений в лесу и на вырубке, отразившие скоррелированность двух признаков обилия каждого вида с элементами рельефа и продолжительностью прямого солнечного освещения

Жизненная форма	Относительная высота (ОВ)				Крутизна склона (КС)				Экспозиция (Е)				Освещение (ППО)			
	А		Б		А		Б		А		Б		А		Б	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Деревья	*3*	*3*	*3*	*3*	*4*	*5*	*4*	*3*	*1*	*4*	*3*	*3*	*2*	*4*	*3*	*4*
	5	*5*	*4*	*2*	*3*	*4*	*3*	*4*	*2*	*2*	*4*	*4*	*3*	*2*	*4*	*3*
	4	*1*	*2*	*4*	*5*	*1*	*2*	*2*	*3*	*3*	*2*	*2*	*1*	*1*	*2*	*2*
	1	*4*			*1*	*3*			*5*	*1*			*4*	*5*		
	2	*2*			*2*	*2*			*4*	*5*			*5*	*3*		
Кустарнички	*8*	*8*	*7*	*7*	*8*	*8*	*7*	*6*	*6*	*6*	*7*	*7*	*8*	*8*	*7*	*7*
	7	*6*	*6*	*6*	*7*	*7*	*6*	*7*	*7*	*8*	*6*	*6*	*7*	*7*	*6*	*6*
	6	*7*	*8*	*8*	*6*	*6*	*8*	*8*	*8*	*7*	*8*	*8*	*6*	*6*	*8*	*8*
Травы	*11*	*11*	*9*	*9*	*11*	*11*	*9*	*9*	*10*	*10*	*11*	*11*	*11*	*11*	*9*	*9*
	10	*10*	*11*	*11*	*10*	*10*	*10*	*11*	*11*	*11*	*9*	*9*	*9*	*9*	*10*	*10*
	9	*9*	*10*	*10*	*9*	*9*	*11*	*10*	*9*	*9*	*10*	*10*	*10*	*10*	*11*	*11*
Мхи	*13*	*13*		*13*		*13*		*13*		*13*		*12*		*13*		*13*
		12		*12*		*12*		*12*		*12*		*13*		*12*		*12*

Примечание. А — в лесу; Б — на вырубке. *1—13* — виды (как в табл. 1). Столбцы 1 и 2 отвечают показателям обилия каждого вида в таблицах 1 и 2. В пределах жизненной формы и в столбце связь уменьшается сверху вниз.

что изученные нами экологические факторы являют собой разные аспекты одной универсальной связи: растение—влага. Действительно, нижняя и верхняя позиция в рельефе относительно сухого эдафотопа хорошей трофности не требует толкований, равно как и северная экспозиция. На крутых склонах логично ожидать увеличения поверхностного стока, благоприятного для корнеподстилочных видов, и в частности брусники. На вырубке снимается мощный фактор конкуренции корней деревьев. Но анализ межвидовых отношений, материалы по которым еще обрабатываются, будет положен в основу нашего следующего сообщения.

Заключение

Изучение корреляционных связей растений с освещением и элементами рельефа в лесу и на вырубке выявило существенные различия и даже разную направленность их в контрастных условиях. В более экстремальных условиях свежеоблесенной вырубки зависимость растений от параметров среды выше. Преобладают корреляции главным образом слабые, свидетельствующие о том, что совместно произрастающие виды, «притираясь» друг к другу, как бы умеряют свои потребности в интересах целого. Гомеостаз фитоценоза поддерживают множества слабых взаимодействий, слагающихся в мощный регулятор, контролирующий текущее и перспективное обилие каждого сочлена растительного сообщества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гедых В. Б. Влияние режима освещения лесных ягодников на заложение и развитие у них генеративных органов // Ботаника (исследования). Минск, 1977. Вып. 19. С. 91—97.

Дьяконов В. П. Справочник по расчетам на микрокалькуляторах. М., 1989. 464 с.

Пааль Т., Пааль Я. Структура ценопопуляций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. Таллин, 1989. 212 с.

Пихлик У. К., Баранова И. А. Определение проективного покрытия *Vaccinium vitis-idaea* L. в зависимости от характера ее размещения // Раст. ресурсы. 1988. Т. 24. Вып. 2. С. 271—276.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.; Л., 1961. 474 с.

Stephan Z. Die Lichtverhaltnisse in Pflaenbestanden, untersucht mit dem Horisontoscop nach Tonne // Bericht Deutch. bot. Gess. 1966. Bd 79. N 2. S. 54—59.

Институт леса
НАН Республики Беларусь
Гомель

Получено 16 VI 1997

SUMMARY

Distribution of 12 plant species in *Vaccinium vitis-idaea* pine forests is investigated in dependence of a position in relief and regime of illumination.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.579.2

© Г. И. Родионенко

ALATAVIA — НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *IRIDACEAE*

G. I. RODIONENKO. *ALATAVIA*, THE NEW GENUS OF THE FAMILY *IRIDACEAE*

Описан новый род в сем. Iridaceae, включающий в себя 2 вида.

Ключевые слова: новый род, *Alatavia, Iridaceae.*

Alatavia Rodionenko gen. nov.; id. 1997, Signa, 22 : 3026, nom. invalid. — *Iris* sect. *Xiphion* (Mill.) Baker, 1877, Journ. Linn. Soc. 16 : 122, p. p. — *Iris* sect. *Reticulatae* Dykes, 1913, Genus Iris : 220, p. p. — *Iridodictyum* Rodionenko sect. *Monolepis* Rodionenko 1961, Род ирис : 205. — *Xiphion* auct. non Mill. : Введ. 1941, Фл. Узб. 1 : 511, p. p.

Plantae perennes praeflorentes, bulbo haud magno (1.5—3.0 cm in diam.) vaginis reticulato-fibrosis vel paleaceis tecto. Bulbus tunicatus e squama una robusta et 2—3 rudimentariis constans. Radices numerosae, statu quiescente emortuae. Folia 3—5 anguste sulcata, basi tubuloso-vaginata. Pedunculus uniflorus, capsulis maturis 3—8(12) cm altus. Flores magni, odore grato tenero, perianthio corolliformi sexpartito; atylus ad medium dissectus, lobis internis subito elevatis, externis limbo spathulato praeditis; stigma unilobum, lobo orbiculari. Pollina sphaerica acolpata. Fructus — capsula trilocularis, endocarpio spumoso, semina exarillata circumdante.

Typus: *Alatavia kolpakowskiana* (Regel) Rodionenko.

Affinitas. A genere *Iridodictyi* Rodionenko, quibus similis est, stigmate unilobo (nec bilobo), seminibus exarillatis, endocarpio spumoso, semina circumdante foliis sulcatis, exina pollicis fragmentata (nec reticulata) differt.

Многолетние раноцветущие растения с небольшой (1.5—3.0 см в диам.) луковицей, покрытой сетчато-волокнистыми или пленчатыми влагалищами. Луковица туникатная, из одной мощно развитой и 2—3 зачаточных чешуй. Корни многочисленные, в период покоя отмирающие. Листья в числе 3—5, узкожелобчатые, при основании с трубчатым влагалищем. Цветонос одноцветковый, ко времени созревания коробочек достигает 3—8(12) см выс. Цветки крупные, с тонким приятным ароматом, с 6-раздельным венчиковидным околоцветником; столбик рассечен на 1/2 длины, внутренние доли резко вверх приподнятые, наружные — с заступовидным отгибом; рыльце однолопастное, лопасть округлая. Пыльцевые зерна сферические, безбороздные. Плод — трехгнездная коробочка с пенообразным эндокарпием, обволакивающим семена, лишенные придатка (ариллуса).

Тип. *Alatavia kolpakowskiana* (Regel) Rodionenko.

Родство. От ближайшего к нему рода *Iridodictyum* Rodionenko отличается однолопастным рыльцем (а не двулопастным); отсутствием у семян придатка (ариллуса); наличием у коробочек особой пузырчатой ткани, обволакивающей семена; желобчатым строением пластинки листа; фрагментированной (а не сетчатой) экзиной пыльцевых зерен.

Виды, относимые к роду *Alatavia*: *A. kolpakowskiana* (Regel) Rodionenko, *A. winkleri* (Regel) Rodionenko.

1. Alatavia kolpakowskiana (Regel) Rodionenko comb. nov. — *Iris kolpakowskiana* Regel, 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5 : 263; Б. Федч. 1935, Фл. СССР, 4 : 556. — *Xiphion kolpakowskianum* (Regel) Baker, 1880, Bot. Mag. : tab. 6489; Введ. 1941, Фл. Узб. 1 : 511. — *Iridodictyum kolpakowskianum* (Regel) Rodionenko, 1961, Род ирис : 202.

Растение 10—25 см выс.; луковица шаровидная, до 2.5 см в диам., оболочки ее образуют сеточку из правильно расположенных волокон; стебель почти неразвитый, цветочная стрелка с одним цветком, листья все прикорневые, во время цветения достигают цветка или ниже его, в числе 3—4 при каждой луковице, заключены основаниями в 2 перепончатых влагалища, одно из них внутреннее, короче наружного; листья узкожелобчатые, 5—7 см дл., 3—4 мм шир. Листочки обертки заостренные, на концах не перепончатые, зеленые; цветонос 3—4 см дл. Трубка околоцветника 3—5 см дл. Наружные доли околоцветника с пластинкой-отгибом; снаружи зеленовато-желтые с примесью пурпурного; с внутренней стороны пластинка на верхушке красно-пурпурная с более темными фиолетово-пурпурными жилками, при основании она молочно-белая с ярко выраженным золотисто-желтоватым гребнем; внутренние доли продолговатые, одноцветные, бледно-фиолетово-пурпурные; лопасти столбика бледно-пурпурные; надрыльцевые гребни узкие, заостренные; рыльце цельное однолопастное; коробочки внутри покрыты пенообразной тканью; семена без ариллуса.

Описан из окрестностей г. Алма-Ата. Тип: «Werny, 2 IV 1877, Фетисов» (LE).

По травянистым и каменистым склонам гор от предгорной равнины до высоты 1000—1500 м над ур. м.

Ср. Азия: Тянь-Шань.

Наиболее многочисленные популяции вида встречались вдоль северо-западных предгорий хребта Заилийский Алатау (отсюда и название рода *Alatavia*). Здесь *A. kolpakowskiana* встречается на южных, юго-западных или юго-восточных склонах, на так называемых «прилавках» — невысоких отрогах хребта, на лессовидной, бедной гумусом почве, относящейся к типу горно-степных почв, в сообществе с *Crocus alatavicus* Regel et Semen, *Tulipa albertii* Regel, *Eremurus olgae* Regel, *E. robustus* Regel и другими коротковегетирующими эфемероидами. Цветет *Alatavia kolpakowskiana* обычно в конце марта—начале апреля, семенные коробочки созревают в конце мая—начале июня.

Достаточно богатые популяции *A. kolpakowskiana* до самых последних лет сохранялись и в предгорьях у г. Чимкента. В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) сохранилось большое число образцов, собранных в прежние годы в предгорьях Киргизии и Узбекистана. По словам крупнейшего знатока флоры Средней Азии М. Г. Попова (личное сообщение), в 1950—1960-е гг. *A. kolpakowskiana* в массе встречался на склонах гор, окружавших г. Ташкент, и особенно в районе кишлака Коплан-Бек.

За последние 30—40 лет популяции вида резко сократились. Во многих местах, где ранее его популяции были обширными, он исчез полностью. Главной причиной истребления являются его декоративные достоинства: тонкий, нежный аромат цветков, их богатая окраска и сверхраннее цветение. Цветоводы относят подобные виды к категории «подснежников» и очень их ценят.

2. Alatavia winkleri (Regel) Rodionenko comb. nov. — *Iris winkleri* Regel, 1884, Тр. Петербург. бот. сада, 8 : 677; Б. Федч. 1935, Фл. СССР, 4 : 554. — *Xiphion winkleri* (Regel) Vved. 1941, Фл. Узб. 1 : 511. — *Iridodictyum winkleri* (Regel) Rodionenko, 1961, Род ирис : 202.

Описан с перевала Яссы в Ферганском хребте. Тип: «Pass. Jassy ZW. urgent u. der Alabuga, 9—11000′. 1 VI 1880, A. Regel» (LE).

Отличается от предыдущего вида наличием у луковиц не сетчатых, а темно-бурых пленчатых чешуй, более интенсивной окраской цветков, наличием выпуклого светлого пятна у пластинок наружных долей околоцветника, шиповатой экзиной у пыльцевых зерен.

Обитает на сырых местах в зоне высокогорного пояса Тянь-Шаня на высоте 2500—3500(4000) м над ур. м.

Ботаническая и интродукционная биография *A. winkleri* весьма своеобразна. За 110 лет со времени его открытия этот вид в культуре выращивался один раз. Первым, кому посчастливилось в 1880 г. обнаружить это редчайшее растение на Ферганском хребте, был Альберт Регель. Затем Ольге Федченко удалось вновь отыскать и собрать этот вид. В ее сообщении (Федченко, 1899) помещен рисунок вида и подробности его выращивания в окрестностях г. Можайска. Шли годы, а этот чрезвычайно интересный в декоративном отношении вид оставался для интродукционно-селекционной работы недоступным. И только в 1997 г. наконец рижским ботаникам Янису Рукшансу и Арнису Сейсумсу удалось обнаружить его в одном из урочищ Ферганского хребта. Возникла надежда на то, что удастся не только ввести его в культуру, но и, размножив, репатриировать.

Из двух видов рода *Alatavia* особую интродукционную ценность представляет *A. winkleri*. Будучи высокогорным и достаточно влаголюбивым, он, как нам подсказывает многолетний интродукционный опыт, должен обладать более высокими адаптивными свойствами, чем *A. kolpakowskiana* и многие из видов рода *Iridodictyum*. Среди последних для *Alatavia winkleri* имеется аналог. Речь идет об *Iridodictyum winogradowii* (Fomin) Rodionenko, который является также высокогорным видом, но произрастает не в Средней Азии, а в Закавказье. Из всех видов рода *Iridodictyum*, прошедших в нашем суровом климате испытание, только он один надежно адаптировался: собранный Т. В. Шулькиной в Грузии на горе Ломтис-Мта в 1969 г. и высаженный на одном из участков Ботанического сада БИН РАН, он зимует без укрытий, обильно цветет, дает всхожие семена и успешно размножается луковицами. Подобные виды мы называем анкоральными (от лат. слова ancorus — якорь). Их можно, образно говоря, забрасывать, словно якоря, далеко за пределы естественного ареала. А после фазы адаптации, пользуясь гибридизацией, продвигать остальные родственные им виды в более северные регионы. Такие виды заслуживают особого внимания, так как они способствуют продвижению на север многих редких видов дикой флоры.

Происхождение рода *Alatavia* остается загадочным. С оригинальной гипотезой о происхождении видов, отнесенных нами к роду *Alatavia*, выступил в 1989 г. Brian Mathew. Согласно его предположению, они могли возникнуть в результате гибридизации между видами родов *Juno* и *Crocus*. Действительно, листья видов *Alatavia* и *Crocus* настолько похожи, что в гербариях можно встретить образцы *Alatavia*, определенные в качестве одного из видов *Crocus*. Подобное случается с образцами, лишенными цветков. Mathew (1989) в качестве доказательства верности своей гипотезы ссылается и на другие элементы сходства: на географическую близость, сходство биологического ритма (например, *A. kolpakowskiana* и *Juno rosenbachiana* (Regel) Vved.) и сходство в строении экзины их пыльцевых зерен. Глубоко уверен автор гипотезы и в возможности успешной гибридизации между видами *Crocus* и *Juno*.

С нашей точки зрения, в оригинальной гипотезе Mathew (1989), к сожалению, имеется существенный изъян. Исследование органогенеза и онтогенеза, выполненное нами, говорит об отсутствии между видами родов *Juno* и *Crocus* каких-либо близкородственных связей.

Онтогенез видов *Juno* и специфика его ранних фаз настолько своеобразны, что подобных аналогов у видов других родов сем. *Iridaceae* не наблюдается. Гибридизация между видами *Juno, Crocus* и *Alatavia* не обещает успехов, о чем говорят попытки их скрещивания.

Более близким компонентом для *Alatavia* являются виды рода *Iridodictyum*. В их онтогенезе и органогенезе четко прослеживаются элементы сходства. Хотя в этом случае гибридизационный процесс не может быть легким. Как показали результаты кариологического исследования *Iridodictyum reticulatum* (Bieb.) Rodionenko (рис. 1) и *Alatavia kolpakowskiana* (рис. 2), выполненного О. И. Захарьевой (данные любезно

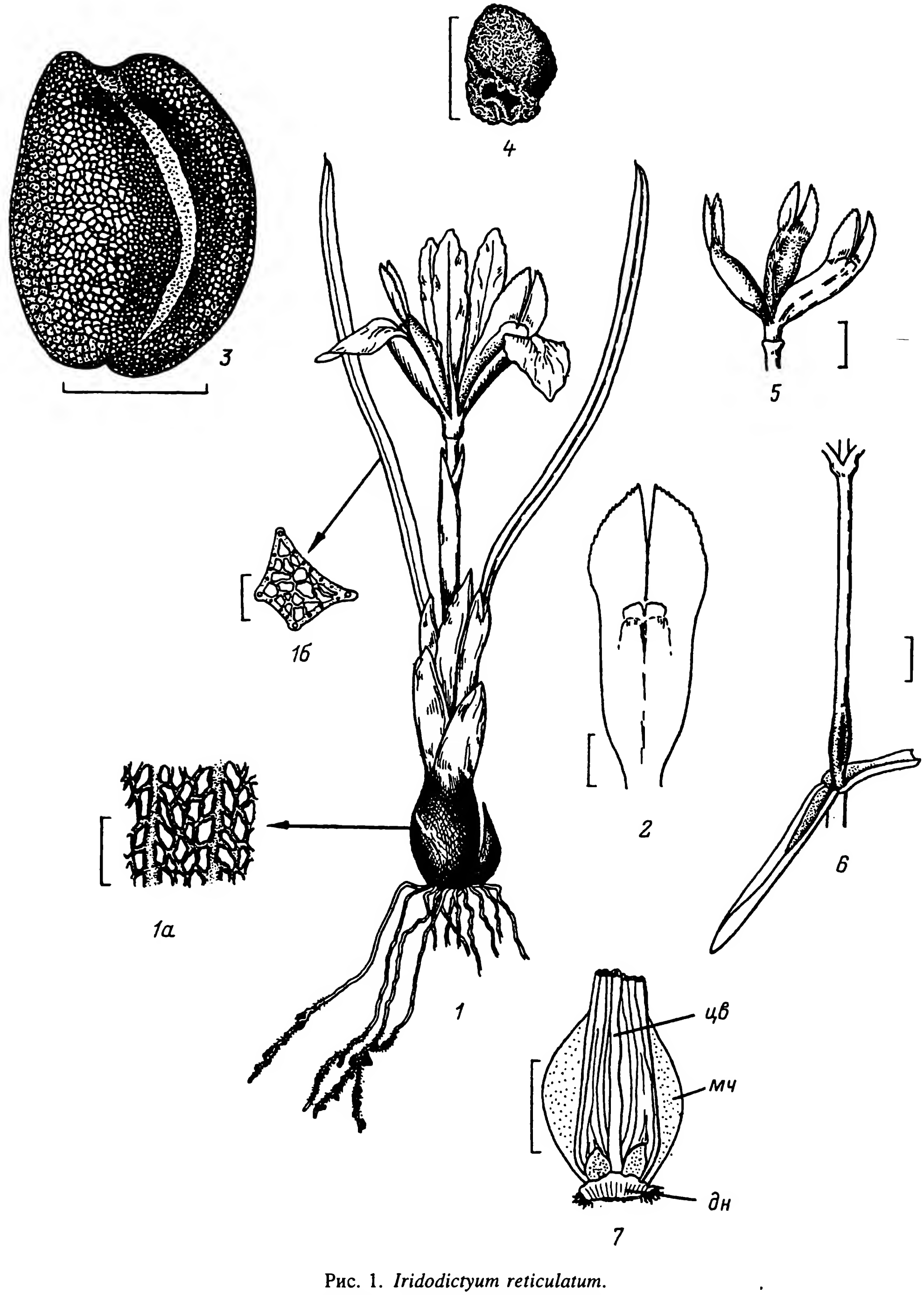


Рис. 1. *Iridodictyum reticulatum.*

1 — общий вид (*1а* — деталь сетчатого влагалища, *1б* — поперечное сечение листа), *2* — лопасть столбика пестика, *3* — пыльцевое зерно, *4* — семя, *5* — столбик пестика, *6* — трубка околоцветника, *7* — луковица (продольный разрез); *дн* — донце луковицы, *мч* — мясистая чешуя, *цв* — цветонос. Масштабная линейка: *1, 5—7* — 1 см; *1а* — 0.5 мм; *1б* — 2 мм; *2, 4* — 3 мм; *3* — 40 мкм.

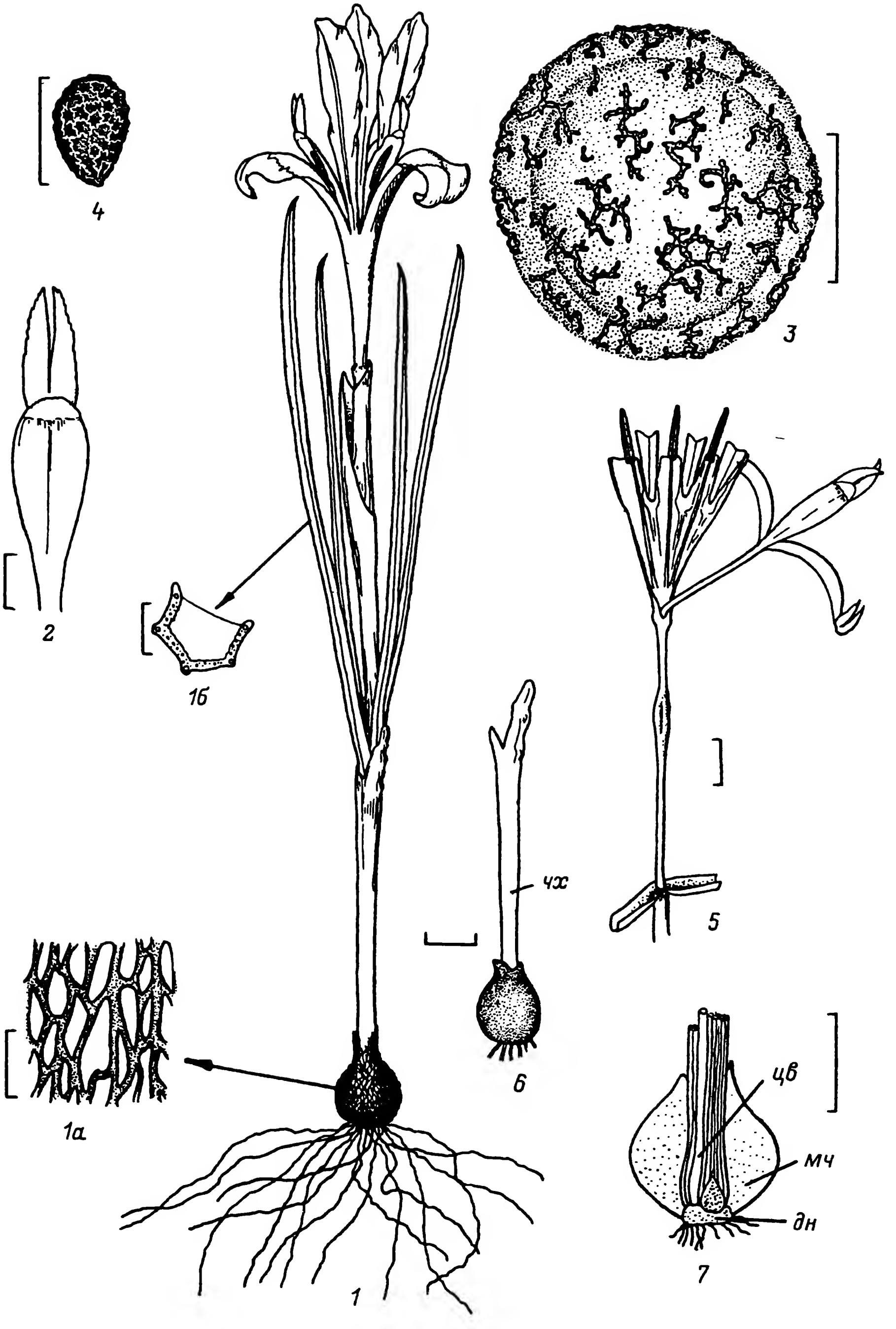


Рис. 2. *Alatavia kolpakowskiana.*

1 — общий вид (*1а* — деталь сетчатого влагалища, *1б* — поперечное сечение листа), *2* — лопасть столбика, *3* — пыльцевое зерно, *4* — семя, *5* — деталь цветка, *6* — луковица без ретикулы, *7* — луковица (продольное сечение); *чх* — чехол листового пучка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1, 5—7* — 1 см; *1а* — 0.5 мм; *1б* — 2 мм; 2, *4* — 3 мм; *3* — 40 мкм.

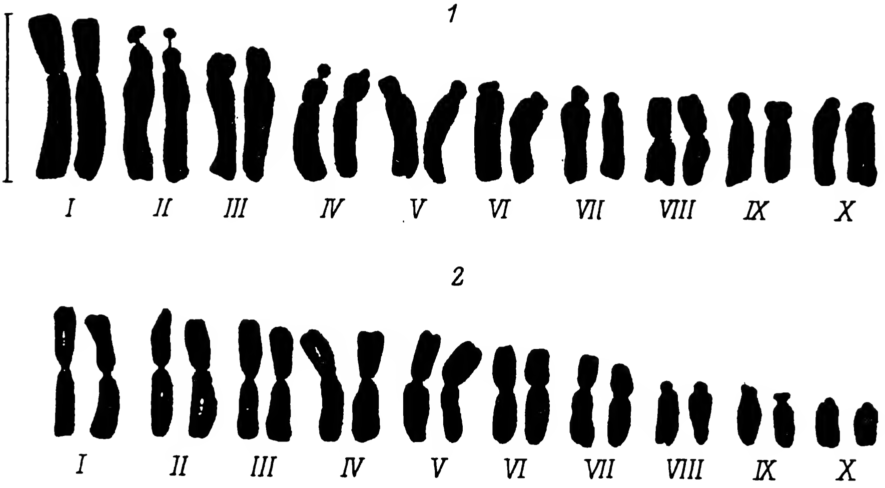


Рис. 3. Хромосомные наборы *Iridodictyum reticulatum* (*1*) и *Alatavia kolpakowskiana* (*2*). Масштабная линейка — 10 мкм.

предоставлены О. И. Захарьевой), имеются существенные различия в кариотипах этих родов (рис. 3). При одинаковом числе хромосом 2n = 20 в кариотипе *A. kolpakowskiana* преобладают мета- и субметацентрические хромосомы — 7 пар (I—VII), хромосомный набор *Iridodictyum reticulatum* более дифференцирован, содержит различные типы хромосом, из которых лишь 2 пары метацентрические (I и VIII). Сложность гибридизации подтверждают и опыты A. McMurtrie (1991).

Географическая разобщенность этих родов, после неожиданной находки Д. Курбановым (1998) одного из видов *Iridodictyum* на хр. Копетдаг, говорит в пользу того, что в не столь отдаленные от нас времена ареал этих родов мог быть общим. По всей видимости, и происходят они от одного общего им предка.

Существенное значение при определении рубежа между видами *Alatavia* и *Iridodictyum* имел характер эволюционных преобразований у видов этих родов.

Процесс длительной приспособительной эволюции у сравниваемых видов, как показывает анализ их вегетативной и генеративной сфер, носил достаточно резко отличимый характер. У видов *Iridodictyum* он привел к резкой редукции листового аппарата. Из 5—7 листьев листового пучка только один центральный лист сохранил нормальные фитосинтезирующие свойства, все остальные превратились в чешуи. У видов рода *Alatavia* большинство листьев листового пучка сохранило нормальную фитосинтезирующую способность. Это говорит о том, что виды рода *Iridodictyum* сформировались в значительно более жестких условиях среды.

У видов сравниваемых родов по-разному шла эволюционная перестройка и генеративной сферы. Достаточно резко изменилась форма пыльцевых зерен и структура их экзины. Виды *Alatavia* обрели более совершенные свойства, если рассматривать этот процесс в аспекте энтомофилии. Резко отличительные свойства в процессе приспособительной эволюции возникли и в структуре семенных коробочек и самих семян. Последнее привело к мирмекохории *Iridodictyum* и анемохории у видов рода *Alatavia*.

Все сказанное подтверждает наш вывод, что виды *Alatavia* представляют собой совершенно самостоятельный род.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Курбанов Д. Новый вид рода *Iridodictyum* (*Iridaceae*) из Туркменистана // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 110—111.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. Род *Juno* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 100—108.

Федченко О. Iris winkleri // Сад и огород. М., 1899. № 12. С. 175.

Mathew B. A taxonomic revision of *Iris* subg. *Hermodactyloides* // The Davis and Hedge Festschrift: plant taxonomy, phytogeography and related subjects. Edinburgh, 1989. P. 81—109.

McMurtrie A. Reticulatae Notes 1991 // Iris Year Book. London, 1991. P. 98—104.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 IX 1998

SUMMARY

In 1961 revising the genus *Iris* system the author considers a group of small-bulb species (section *Reticulata*) as a separate genus *Iridodictyum*. Two species among the latter genus, *Iris winkleri* and *A. kolpakowskiana*, rather differ other from were considered as a separate section *Monolepis*. During further investigation of these species some new characters were found. Analysis of complex of these characters allows us to refer the two species in a rank of separate genus *Alatavia*. The first short information on this genus have been published in the American Iris society journal «Signa» in 1997. The both species of the genus *Alatavia* are very ornamental. Unfortunately, their properties are not yet utilized in ornamental gardening. High-mountain species *A. winkleri* was found by Albert Regel in 1884, and after that was tried to introduce only once in 1899. Further it was referred to vanished species. Fortunately, this rarity was found on one of the slope of Fergana range in 1997 by Latvian botanists Arnis Seisum and Janis Ruksans. Collected seeds and bulbs will allow to start the work with this mysterious species to introduce it.

УДК 001.4 : 582(47)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© Н. Н. Цвелев

ОБ ОБЪЕМЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

N. N. TZVELEV. ON THE SIZE AND NOMENCLATURE OF SOME GENERA OF THE VASCULAR PLANTS OF EUROPEAN RUSSIA

Отсутствие объективных критериев для выделения родов создает значительные трудности в отношении признания или непризнания вновь выделяемых родов. Поэтому названия таксонов в ранге рода или подрода часто оказываются как бы альтернативными. Однако в историческом плане число родов все увеличивается и преимущественно за счет разделения более крупных, политипных родов. Рассматриваются взаимоотношения между некоторыми парами близких родов и их номенклатура. В частности, предложено различать роды *Hippochaete, Stuckenia, Kreczetoviczia* gen. nov., *Critesion, Schedonorus, Staurogeton, Cathartolinum, Pseudolysimachion.* Обсуждаются также объем и номенклатура родов *Blysmus, Helictotrichon, Anthoxanthum, Avenella, Anagallis, Lythrum* и *Chrysanthemum.*

Ключевые слова: сосудистые растения, номенклатура родов.

Для выделения родов не существует каких-либо объективных критериев, и потому суждения об объеме одних и тех же родов у разных авторов могут значительно различаться. Во многих случаях разные точки зрения на объем родов приходится считать как бы альтернативными. Ведь доказать правоту одной из таких точек зрения просто невозможно. В то же время очевидно, что опубликовать какой-либо обязательный для всеобщего употребления список всех родов совершенно недопустимо, так как таксономия, как и всякая другая наука, должна свободно развиваться, отбрасывая устаревшие догмы и постулаты.

Обычно каждый систематик (а в еще большей степени не систематик!) привыкает к определенным названиям, и потому всякая смена их вызывает некоторое противодействие. «Естественная агростография» Palisot Beauvois (1812), описавшего здесь множество новых родов злаков главным образом за счет разделения ряда линнеевских родов, не была понята его современниками, однако в ходе дальнейшего развития систематики злаков постепенно были приняты почти все роды этого автора (правда, для некоторых из них нашлись приоритетные названия), а в последнее время приходится принять и, наверное, последний из этих родов — род *Schedonorus* Beauv., выделенный из рода *Festuca* L. (Soreng, Terrell, 1997). В настоящее время очевидно, что Palisot Beauvois просто опередил свое время, как и С. А. Невский, описавший многие роды в том же семействе злаков (Цвелев, 1970).

Отметим и большой прогресс в систематике папоротников, в результате чего число не только родов, но и семейств в пределах этой группы растений значительно увеличилось. В некоторых случаях даже виды одного и того же рода (например, рода *Aspidium* Sw. s. l.) оказались принадлежащими не только к разным родам, но и к разным семействам.

При работе по составлению «Флор» и «Определителей» для конкретных территорий их авторы всегда сталкиваются с проблемой: какую точку зрения на объем того или иного рода следует принять. При этом обычно принимается точка зрения специалистов по группе, однако надо не забывать, что эта точка зрения часто бывает консервативной и в будущем далеко не всегда оказывается правильной.

Нередко определяющим при решении вопроса — объединять или разделять какие-либо роды, считают отсутствие или наличие четкого морфологического гиатуса между ними. Однако этот критерий не может быть принят за абсолютный, так как при его последовательном принятии пришлось бы объединить очень многие общепринятые роды (например, *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers., *Vicia* L. и *Lathyrus* L., *Anthemis* L. и *Achillea* L., *Aster* L. и *Erigeron* L.). Нередки случаи, когда крупные роды различаются по совокупности признаков, ни один из которых не выдержан.

Во многих семействах (особенно *Apiaceae* и *Asteraceae*) роды различаются преимущественно на основании анатомо-морфологических признаков плодов, что достаточно удобно для специалистов по этим семействам, но часто вызывает затруднения при определении родов без плодов. Кроме того, существуют сомнения в правильности такого одностороннего подхода к делению на роды, особенно в случаях, когда эволюционируют главным образом плоды. В частности, новейшие молекулярные данные о родственных отношениях между родами *Apiaceae* во многом расходятся с данными по плодам (Valiejo-Roman et al., 1998). Вероятно, правильнее при разделении родов учитывать общую совокупность признаков, в том числе и общий облик растения, его жизненную форму.

Предлагавшийся некоторыми авторами (Löve, 1982, и др.) в качестве объективного критерия для выделения родов их геномный анализ слишком трудоемок и пока разработан только на представителях трибы *Triticeae* семейства злаков, в результате чего было установлено много новых родов. Да и правильность этого метода сомнительна, так как различаемые на его основе роды часто морфологически очень слабо отличаются друг от друга (Цвелев, 1991, 1992).

Исходя из опыта многолетней работы по систематике растений мы считаем, что роды меньшего объема всегда более естественны и путь разукрупнения многих политипных родов на менее крупные, но более естественные роды вполне оправдан, хотя на этом пути могут быть и ошибки. Впрочем, и временное сохранение в целях стабильности номенклатуры многих явно политипных родов с разделением их на подроды также вполне допустимо.

Ниже мы рассмотрим вопросы объема и номенклатуры некоторых родов, представленных в России.

1. Роды *Equisetum* L. и *Hippochaete* Milde.

Уже давно известно, что хвощи делятся на 2 вполне обособленные группы, принимаемые за подроды или самостоятельные роды. Одна из них — *Equisetum* s. str. характеризуется отмирающими на зиму надземными побегами и осью колоска (стробила), заканчивающейся щиткообразным спорангиефором со спорангиями, а другая — *Hippochaete* Milde (1865, Bot. Zeit. 23 : 297) — зимующими надземными побегами и колосками, заканчивающимися заостренной осью без спорангиефора. Кроме того, эти группы различаются еще по строению заростков, анатомии побегов, химизму (виды *Hippochaete* не ядовиты для скота) и другим особенностям, а также географией: виды *Equisetum* s. str. преимущественно внетропические, а виды *Hippochaete* преимущественно тропические (Филин, 1978). Все эти различия кажутся нам достаточными для признания рода *Hippochaete* самостоятельным родом, который представлен в Восточной Европе следующими 4 видами, каждый из которых выделяется J. Holub (1972) в особую секцию.

H. hyemalis (L.) Bruchin, 1868, Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, 18 : 760 (секция *Hippochaete*).

H. ramosissima (Desf.) Boern. 1912, Fl. Deutsche Volk : 282 (секция *Ambigua* Farwell).

H. scirpoides (Michx.) Farwell, 1916, Mem. New York Bot. Gard. 6 : 467 (секция *Scirpoidea* (Vict.) Holub).

H. variegata (Schleich. ex Web. et Mohr) Bruchin, 1968, l. c. : 760 (секция *Univaginata* (Peitzer) Rothm.).

Могут встретиться еще 2 гибрида: *H.* × *moorei* (Newm.) H. P. Fuchs (= *H. hyemalis* × *H. ramosissima*) и *H.* × *mackayi* (Newm.) Skoda et Holub (= *H. hyemalis* × *H. variegata*), известный в русской литературе под более поздним названием *H.* × *trachyodon* (A. Br.) Boern. (*Equisetum* × *trachyodon* A. Br.; *E.* × *mackayi* (Newm.) Brichan).

2. Роды *Potamogeton* L. и *Stuckenia* Boern.

Нам уже приходилось отмечать значительную обособленность подрода *Coleogeton* (Reichenb.) Raunk. рода *Potamogeton* и вероятную принадлежность его к самостоятельному роду (Цвелев, 1996), для которого предлагалось название *Coleogeton* (Reichenb.) Les et Haynes (1996; Dostal, 1982, nom. illeg.), хотя приоритетным для него названием является *Stuckenia* Boern. (1912, Abh. Naturwiss. Ver. Bremen, 21 : 258; Holub, 1997). Поскольку отличия этого рода достаточно полно рассматривались в литературе (Цвелев, 1996; Les, Haynes, 1996; Holub, 1997), здесь достаточно привести лишь названия его российских видов с номенклатурными цитатами.

Stuckenia austro-sibirica (Kaschina) Tzvel. comb. nov. (= *Potamogeton austro-sibiricus* Kaschina, 1986, в сб.: Новое о флоре Сибири (Новосибирск) : 243).

S. borealis (Rafin.) Holub, 1997, Preslia, 69 : 364.

S. × *bottnica* (Hagstr.) Holub, 1997, Preslia, 69 : 364. (= *S. pectinata* × *S. vaginata*).

S. × *fennica* (Hagstr.) Holub, 1997, Preslia, 69 : 364 (= *S. filiformis* × *S. vaginata*).

S. filiformis (Pers.) Boern. 1912. Fl. Deutsche Volk : 713.

S. intramongolica (Ma) Tzvel. comb. nov. (= *Potamogeton intramongolicus* Ma, 1983, Acta Bot. Bor.-Occ. Sin. 3, 1 : 8; Цвел. 1990, Новости сист. высш. раст. 27 : 180; *P. chakassiensis* (Kaschina) Volobaev, 1991, Сиб. биол. журн. 3 : 75).

S. macrocarpa (Dobroch.) Tzvel. comb. nov. (= *Potamogeton macrocarpus* Dobroch. 1951, Бот. Мат. (Ленинград), 14 : 70).

S. marina (L.) Tzvel. comb. nov. (= *Potamogeton marinus* L. 1753, Sp. Pl. : 127).

S. × meinshausenii (Juz.) Tzvel. comb. nov. (= *Potamogeton* × *meinshausenii* Juz. 1955, Список раст. Герб. флоры СССР, 13 : 606, № 3901). Этот таксон, вероятно, происходит от гибридизации *S. vaginata* с *S. borealis* или *S. austro-sibirica*, заметно отличаясь от близкого *S.* × *fennica.*

S. pectinata (L.) Boern. 1912, Fl. Deutsche Volk : 127.

S. × *suecica* (K. Richt.) Holub, 1997, Preslia , 69 : 364 (= *S. filiformis* × *S. pectinata*).

S. vaginata (Turcz.) Holub, 1984, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 19 : 215.

S. zosteracea (Fries) Tzvel. comb. nov. (= *Potamogeton zosteraceus* Fries, 1828, Novit. Fl. Suec., ed. altera : 51.

3. Роды *Trichophorum* Pers. и *Kreczetoviczia* Tzvel.

Несмотря на наличие очевидного родства между *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. и *T. caespitosum* (L.) C. Hartm. с близкими видами, существенные различия между ними (прежде всего в строении листочков околоцветника, сильно удлиненных при плодах у *T. alpinum*), на наш взгляд, не допускают объединения их в один род. Отметим еще такие различия в строении вегетативных органов, как остротрехгранные и шероховатые по ребрам стебли у *T. alpinum* в отличие от гладких и почти цилиндрических стеблей у *T. caespitosum*. Таксономическая история этих видов очень сложна. Сначала они относились или к разным родам — *Trichophorum* s. str. и *Baeothryon* Ehrh. ex A. Dietr., или к одному роду *Trichophorum* s. l. Затем в связи с выбором нового лектотипа рода *Trichophorum* (*Scirpus cyperinus* Kunth) оба вида были отнесены к одному роду *Baeothryon* (Егорова, 1971 : 85), однако вскоре *B. alpinum* (L.) Egor. был выделен в особый род *Eriophorella* Holub под названием *E. alpina* (L.) Holub (1984, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 19, 1 : 99). В последние годы ситуация с этими видами снова изменилась; в качестве лектотипа консервируемого названия *Trichophorum* вновь был принят *T. alpinum*, а за тип названия *Baeothryon* достаточно обоснованно принят *Eleocharis quinqueflora* (Hartmann) O. Schwarz (= *Scirpus baeothryon* L. fil.). После этого оба вида вновь оказались в роде *Trichophorum*. Мы предлагаем для *T. caespitosum* и близких к нему видов новое родовое название, данное в честь В. И. Кречетовича — известного российского специалиста по семейству *Cyperaceae*.

Kreczetoviczia Tzvel. gen. nov. (*Trichophorum* auct. non Pers. p. p.).

Spiculae solitariae, apicales, 3—10-florae. Tepala 6 setiformia, scabra, fructu sublongiora. Stylus longus, stigmatis 3 terminatus. Fructus minuti, obtuse triquetri. Plantae perennes, vulgo caespitosae, 5—40 cm altae, caulibus subcylindraceis et laevibus, basi foliis squamiformibus cinctis, foliis caulinis 1—2, lamina minuta.

Typus: *K. caespitosa* (L.) Tzvel.

Affinitas. Genus *Trichophoro* Pers. affine, sed tepalis setiformibus fructificatione multo brevioribus et caulibus subcylindraceis laevibus differt.

Species: **K. caespitosa (L.) Tzvel. comb. nov.** — *Scirpus caespitosus* L. 1753, Sp. Pl. : 48.

K. pumila (Vahl) Tzvel. comb. nov. — *Scirpus pumilus* Vahl, 1806, Enum. Pl. 2 : 243.

K. uniflora (Trautv.) Tzvel. comb. nov. — *Scirpus uniflorus* Trautv. 1877, Acta Horti Petropol. 5, 1 : 120.

Колоски одиночные, верхушечные, 3—10-цветковые. Щетинкообразные листочки околоцветника шероховатые, в числе 6, немного длиннее плодов. Столбик длинный, на верхушке с 3 рыльцами. Плоды очень мелкие, тупо трехгранные. Многолетние, обычно дерновинные растения 5—40 см выс. с почти цилиндрическими и гладкими стеблями, окруженными у основания чешуевидными листьями, и с 1—2 стеблевыми листьями с очень маленькой пластинкой.

Тип: *K. caespitosa* (L.) Tzvel.

Родство. Близок к роду *Trichophorum* Pers., но отличается значительно более короткими при плодах листочками околоцветника и почти цилиндрическими гладкими стеблями.

4. Роды *Blysmus* Panz. ex Schult. и *Blysmopsis* Oteng-Yeboah.

Различия между видами *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link и *B. rufus* (Huds.) Link довольно существенны (в частности, у *B. compressus* щетинки околоцветника в числе 3—6 и покрыты обращенными книзу шипиками, а у *B. rufus* они в числе 0—3 и мягковолосистые), но кажутся нам все же недостаточными для выделения особого рода *Blysmopsis* Oteng-Yeboah (1974, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 33, 2 : 309) с видом *B. rufus* (Huds.) Oteng-Yeboah (1974, l. c. : 310). Предпочтительнее принять здесь ранг особого подрода: **Blysmus subgen. Blysmopsis (Oteng-Yeboah) Tzvel. comb. et stat. nov.** (= *Blysmopsis* Oteng-Yeboah, 1974, l. c. : 309).

5. Роды *Hordeum* L. и *Critesion* Rafin.

Имеются существенные генетические различия между многолетними ячменями, выделявшимися нами (Цвелев, 1976 : 194) в подрод *Hordeum* subgen. *Hordeastrum* (Doell) Rouy, и культивируемыми однолетними ячменями (подрод *Hordeum*), что позволило А. Löve (1984) выделить многолетние ячмени в особый род *Critesion* Rafin. (1819, Journ. Phys. 89 : 103). В недавнее время между этими подродами обнаружены существенные различия и по аминокислотному составу белков семян (Семихов и др., 1998 : 139), и потому следует согласиться с родовым рангом *Critesion*. Следуя Löve (1984), мы относили к подроду *Hordeastrum* кроме типовой секции *Stenostachys* Nevski также секции *Bulbohordeum* Nevski и *Trichostachys* Dumort., однако 2 последние секции правильнее относить к *Hordeum* s. str. Более близкое родство многолетней секции *Bulbohordeum* к *Hordeum* s. str. подтверждается и биохимическими данными (Семихов и др., 1998 : 139). Приводим известные в России виды *Critesion* с их номенклатурными цитатами.

Critesion bogdanii (Wilensky) A. Löve, 1984, Feddes Repert. 95, 7-8 : 438.

C. brachyanthemum (Nevski) Tzvel. comb. nov. — *Hordeum brachyanthemum* Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 61. — *Critesion jubatum* subsp. *breviaristatum* (Bowden) A. et D. Löve, 1976, Bot. Not. (Lund), 128 : 503.

C. brevisubulatum (Trin.) A. Löve, 1982, Biol. Zentralbl. 101 : 208.

C. jubatum (L.) Nevski, 1934, Фл. СССР, 2 : 721.

C. nevskianum (Bowden) Tzvel. comb. nov. — *Hordeum nevskianum* Bowden, 1965, Canad. Journ. Genet. Cytol. 7, 3 : 396. — *Critesion brevisubulatum* subsp. *nevskianum* (Bowden) A. Löve, 1984, Feddes Repert. 95, 7-8 : 438.

C. roshevitzii (Bowden) Tzvel. comb. nov. — *Hordeum roshevitzii* Bowden, 1965, Canad. Journ. Genet. Cytol. 7, 3 : 395. — *Critesion bogdanii* subsp. *sibiricum* A. Löve, 1984. Feddes Repert. 95, 7-8 : 438.

C. secalinum (Schreb.) A. Löve, 1980, Taxon, 29 : 350.

C. turkestanicum (Nevski) Tzvel. comb. nov. — *Hordeum turkestanicum* Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8b, 17 : 40. — *Critesion brevisubulatum* subsp. *turkestanicum* (Nevski) A. Löve, 1984, Feddes Repert, 95, 7-8 : 438.

C. violaceum (Boiss. et Hohen.) A. Löve, 1984, Feddes Repert. 95, 7-8 : 438.

6. Роды *Helictotrichon* Bess. и *Avenula* (Dumort.) Dumort.

Хотя по строению колосков виды *Helictotrichon* Bess. s. l. все сходны, имеются существенные различия в анатомии листьев между видами подрода *Helictotrichon* с узкими вдоль сложенными листьями и видами подрода *Pratavenastrum* (Vierh.) Holub с более широкими, часто плоскими листьями. Основываясь на этих различиях, Holub (1962) разделил этот род на 2 рода: *Helictotrichon* s. str. с типом *H. sempervirens* (Vill.) Bess. и *Avenochloa* Holub с типом *A. planiculmis* (Schrad.) Holub. Позднее приоритетным названием для второго рода оказалось *Avenula* (Dumort.) Dumort. (1868, Bull. Soc. Bot. Belg. 7 : 68; Holub, 1976, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 11 : 295) с типом *A. pratensis* (L.) Dumort. (1868, Bull. Soc. Bot. Belg. 7 : 68). Род *Avenula* в настоящее время принимается многими авторами (например, Пробатова, 1985, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1 : 153), но, на наш взгляд, выделение его все же недостаточно обосновано. Дело в том, что к *Avenula* обычно относят и вид *A. pubescens* (Huds.) Dumort. (1868, Bull. Soc. Bot. Belg. 7 : 68), анатомически сильно отличающийся от других видов *Avenula* и приближающийся в этом отношении к некоторым плосколистным видам *Helictotrichon* s. str. Кроме того, *Avenula pubescens* имеет существенные особенности, отличающие его как от *Helictotrichon* s. str., так и от других видов *Avenula*: совершенно гладкие по килям нижние цветковые чешуи и очень длинные волоски на оси колоска. Поэтому, принимая *Avenula*, совершенно необходимо выделить в особый род и этот вид. Учитывая же большое сходство всех этих видов по строению колосков, лучше принимать род *Helictotrichon* s. l. с 3 подродами: *Helictotrichon*, *Pratavenastrum* (Vierh.) Holub и *Pubavenastrum* (Vierh.) Holub (Цвелев, 1976). Названия российских видов в роде *Avenula* приведены в сводках С. К. Черепанова (1981, 1995), и желающие принимать этот род могут ими воспользоваться.

7. Роды *Anthoxanthum* L. и *Hierochloë* R. Br.

В относительно недавнее время предложено объединить эти 2 близких рода под названием *Anthoxanthum* L. s. l. и для основных видов *Hierochloë* даны комбинации в роде *Anthoxanthum* (Schouten, Veldkamp, 1985). В Юго-Восточной Азии эти роды действительно морфологически почти не различимы, но, на наш взгляд, наличие полного морфологического гиатуса между родами не обязательно. Кроме того, оба рода различаются по основному числу хромосом (x), которое у *Anthoxanthum* равно 5, а у *Hierochloë* — 7, и в спорных случаях можно руководствоваться этим признаком. Из новых комбинаций для видов *Hierochloë* в роде *Anthoxanthum* можно отметить *A. arcticum* Veldk. (= *Hierochloë pauciflora* R. Br., non *Anthoxanthum pauciflorum* Adamovicz), *A. australe* (Schrad.) Veldk., *A. glabrum* (Trin.) Veldk., *A. hirtum* (Schrank) Schouten et Veldk., *A. nitens* (Web.) Schouten et Veldk. (= *Hierochloë odorata* (L.) Beauv., non *Anthoxanthum odoratum* L.), *A. stepporum* (P. Smirn.) Veldk.

8. Род *Avenella* Drejer или *Lerchenfeldia* Schur?

Deschampsia flexuosa (L.) Nees s. l. отличается от *D. caespitosa* (L.) Beauv. s. l. (тип рода) рядом существенных особенностей и в первую очередь очень оригинальной анатомией листьев. Поэтому этот вид уже не раз выделялся в особый род, приоритетное название которого *Avenella* Drejer (1837, Fl. Excurs. Hafn. : 32). Однако при этом названии имеется ссылка на внутриродовой таксон *Aira* с. *Avenella* Bluff et Fingerh. (1836, Comp. Fl. Germ., ed. 2, 1, 1 : 139), в который включены только виды *Aira* L. s. str., а не *Avenella flexuosa* L. Поэтому для *Deschampsia flexuosa* нами (Цвелев, 1968, Ботан. журн. 53, 3 : 309) было принято следующее по времени название *Lerchenfeldia* Schur (1866, Enum. Pl. Transsilv. : 753). Но в ныне действующем «Международном кодексе ботанической номенклатуры» (русское издание 1996 г.) имеется статья 48.1, которая позволяет сохранить название рода *Avenella*, принимая его за новое. Поэтому название *Lerchenfeldia* должно быть заменено на *Avenella* Drejer, а входящие в него таксоны России должны называться *A. flexuosa* (L.) Drejer (1837, Fl. Excurs. Hafn. : 32) и *A. flexuosa* subsp. *montana* (L.) A. et D. Löve (1956, Acta Horti Gotoburg. 20, 4 : 128).

9. Роды *Festuca* L. и *Schedonorus* Beauv.

В работе S. J. Darbyshire (1993) убедительно показана бóльшая близость подрода *Schedonorus* (Beauv.) Peterm. рода *Festuca* к роду *Lolium* L., чем к другим подродам рода *Festuca*, и предложены новые комбинации для его видов в роде *Lolium*. На наш взгляд, более правильно принять *Schedonorus* Beauv. за самостоятельный род, промежуточный между *Festuca* и *Lolium* (Цвелев, 1998). К сожалению, наша работа задержалась с изданием до конца 1998 г., а за это время вышли статьи R. J. Soreng, E. E. Terrell (1997) и Holub (1998), которые также приняли *Schedonorus* за самостоятельный род и сделали соответствующие комбинации. По техническим причинам мы не смогли принять приоритетные названия в нашей работе и приводим их ниже.

Schedonorus giganteus (L.) Soreng et Terrell, 1997, Phytologia, 83, 2 : 86 (= *Festuca gigantea* (L.) Vill.).

S. phoenix (Scop.) Holub, 1998, Preslia, 70, 1 : 113 (= *Schedonorus arundinacea* (Schreb.) Dumort., non *Schedonorus arundinaceus* Roem. et Schult.; *S.. littoreus* (Fries) Tzvel.; *Poa phoenix* Scop.).

Schedonorus subgen. *Drymonaetes* (Krecz. et Bobr.) Holub, 1998, Preslia, 70, 1 : 112.

× *Schedololium* Soreng et Terrell, 1997, l. c. : 86 (= *Schedonorus* × *Lolium*).

× *S. loliaceum* (Huds.) Soreng et Terrell, 1997, l. c. : 87 (= *Festulolium loliaceum* (Huds.) P. Fourn.; × *Schedolium loliaceum* (Huds.) Holub.).

10. Роды *Lemna* L. и *Staurogeton* (Reichenb.) Schur.

В подсем. *Lemnoideae* сем. *Lemnaceae* обычно принимаются 2 рода: более примитивный *Spirodela* Schleid. и более продвинутый *Lemna* L. с рядом секций (Landolt, 1986). Различия между этими родами невелики, а в роде *Spirodela* имеется вид *S. punctata* (G. F. Mey.) Thompson, явно переходный к *Lemna*. На наш взгляд, нисколько не меньше заслуживает выделения в особый род *Staurogeton* (Reichenb.) Schur (1866, Enum. Pl. Transs. : 636; = *Lemna* subgen. *Staurogeton* Reichenb. 1830, Fl. Germ. 1 : 10) широко распространенный вид *L. trisulca* L., отличающийся от всех других видов этого рода, кроме южноазиатского *L. tenera* Kurz, оригинальным строением фрондов (они длинные и узкие, в верхней части зубчатые, а близ основания с более или менее длинным ножкообразным сужением) и иной биологией (вегетативные особи плавают под поверхностью воды и не имеют устьиц). У других видов *Lemna*, кроме *L. tenera*, все фронды на верхней поверхности с устьицами.

Монограф рода E. Landolt (1986) считает большое сходство видов *L. trisulca* и *L. tenera* результатом конвергенции при приспособлении к подводному образу жизни, однако другие авторы (Hartog, Plas, 1970 : 365) относят их к одному подроду *Staurogeton* Reichenb. Ведь большое внешнее сходство других видов *Lemna* с плавающими фрондами тоже может быть результатом конвергенции. Поэтому мы относим к роду *Staurogeton* не только *S. trisulcus* (L.) Schur (1866, Enum. Pl. Transs. : 636), но и *Lemna tenera* под названием **Staurogeton tener (Kurz) Tzvel. comb. nov.** (= *Lemna tenera* Kurz, 1871, Journ. Ass. Soc. Beng. 40 : 78), выделяя ее в особую секцию — **Staurogeton sect. Biformes (Landolt) Tzvel. comb. nov.** (= *Lemna* sect. *Biformes* Landolt, 1986, Veroffentl. Geobot. Inst. Zurich, 71 : 445).

11. Роды *Anagallis* L. и *Centunculus* L.

В последнее время многие зарубежные авторы (Ferguson, 1972, Fl. Europ. 3 : 28; Kurtto, 1998, Retkeilykasvio : 220, и др.) присоединяют единственный вид рода *Centunculus* к роду *Anagallis* под названием *A. minima* (L.) E. H. L. Krause (1901, in Sturm, Deutschl. Fl., ed. 2, 9 : 251). Хотя эти роды действительно близки и сходны по строению плодов, мы считаем, что объединять их не стоит, так как *Centunculus* отличается от *Anagallis* значительно более мелкими, почти сидячими цветками с венчиком другого строения, а также очередными, а не супротивными листьями. Хотя в некоторых родах встречается смешанное листорасположение (например, у *Atriplex* L., *Epilobium* L. и *Hylotelephium* Ohba), мы считаем, что во многих других группах способ листорасположения имеет очень большое систематическое значение, являясь характерным для целых семейств (например, очередное для *Brassicaceae*, а супротивное для *Lamiaceae*).

12. Роды *Lythrum* L. и *Peplis* L.

В последнее время эти роды также часто объединяются под названием *Lythrum* L., и тогда 2 восточноевропейских вида *Peplis* приобретают названия *Lythrum portula* (L.) D. A. Webb (1967, Feddes Repert. 70, 1-2 : 13) и *L. volgense* D. A. Webb (1967, l. c. : 13; = *Peplis alternifolia* Bieb., non *Lythrum alternifolium* Lorey). Мы считаем такое объединение недостаточно обоснованным, так как виды *Peplis* хорошо отличаются от *Lythrum* ширококочашевидной, а не трубчатой чашечкой, очень мелким венчиком и неправильно разрывающейся коробочкой (у *Lythrum* коробочка вскрывается двумя створками). По строению чашечки промежуточное положение занимает небольшой род *Middendorfia* Trautv., также включаемый в *Lythrum* во «Flora europaea», однако коробочки у видов этого рода вскрываются 4 зубцами.

13. Роды *Linum* L. и *Cathartolinum* Reichenb.

Т. В. Егорова (1996), как и большинство других авторов, относит вид *Linum catharticum* L. к особой секции *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. Однако, если виды всех других секций этого рода, несмотря на наличие более или менее существенных различий в строении цветков, листьев и жизненной формы, достаточно сходны между собой, *L. catharticum* уже по своему внешнему облику очень отличен от всех других видов *Linum*. Особенно бросается в глаза различие в листорасположении: у этого вида листья всегда супротивные, как у близкого рода *Radiola* Hill, а у других *Linum* — всегда очередные. Для *L. catharticum* также характерны мелкие белые цветки на длинных цветоножках и очень мелкие семена. Кроме того, *L. catharticum* широко распространен в лесной зоне северного полушария, а другие однолетние виды *Linum* (включая культивируемый *L. usitatissimum* L.) принадлежат к средиземноморскому элементу флоры. Исходя из сказанного мы считаем, что *L. catharticum* заслуживает выделения в особый род *Cathartolinum* Reichenb. (1837, Handb. Nat. Pflanzensyst. : 306, 307) под названием *C. catharticum* (L.) Small (1907, North Amer. Fl. 25 : 74).

14. Роды *Veronica* L. и *Pseudolysimachion* Opiz.

В последние десятилетия все большее число авторов «Флор» и «Определителей», на наш взгляд, вполне обоснованно разделяют род *Veronica* на 2 рода: *Veronica* L. s. str. с блюдцевидным венчиком и *Pseudolysimachion* Opiz (1852, Seznam : 80; Hartl, 1966, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., ed. 2, 6, 1. 2 : 148) с коротковоронковидным венчиком. Виды последнего рода — все многолетники и имеют только верхушечные соцветия, тогда как среди видов *Veronica* s. str. имеются как многолетние, так и однолетние виды преимущественно с боковыми соцветиями, но нередко (особенно среди однолетников) и с верхушечными соцветиями. Нам уже приходилось обсуждать значительную обособленность секции *Pseudolysimachion* в связи с вероятной эволюцией рода *Veronica* и обоснованность выделения ее в особый род (Цвелев, 1981 : 88—89). Приводим ниже виды рода *Pseudolysimachion*, встречающиеся в Восточной Европе.

P. barrelieri (Schott) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 2, 4 : 424.

P. bashkiriensis (Klok. ex Tzvel.) Tzvel. comb. nov. (= *Veronica spicata* subsp. *bashkiriensis* Klok. ex Tzvel. 1981, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 86, 6 : 86).

P. euxinum (Turrill) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 2, 4 : 424.

P. incanum (L.) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 2, 4 : 424.

P. klokovii (Tzvel.) Holub, 1998, Preslia, 70 : 109 (= *Veronica spicata* subsp. *klokovii* Tzvel.).

P. longifolium (L.) Opiz, 1852, Seznam : 80.

P. longifolium subsp. *maritimum* (L.) Hartl, 1966, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. ed. 2, 6, 1, 2 : 152.

P. maeoticum (Klok.) Holub, 1998, Preslia, 70 : 109.

P. orchideum (Chantz) Wraber, 1969, Mala Fl. Sloven. : 282.

P. petschoricum (Tzvel.) Tzvel. comb. nov. (= *Veronica spicata* subsp. *petschorica* Tzvel. 1981, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 86, 6 : 85).

P. porphyrianum (Pavl.) Holub, 1967, Folia Geobot, Phytotax. (Praha), 2, 4 : 425.

P. septentrionale (Boriss.) Tzvel. comb. nov. (= *Veronica septentrionalis* Boriss. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 341).

P. spicatum (L.) Opiz, 1852. Seznam : 80.

P. spurium (L.) Rauschert, 1966, Wiss. Zeitschr. Univ. Halle, Math.-Nat. 15, 5 : 775.

P. viscosulum (Klok.) Tzvel. comb. nov. (= *Veronica viscosula* Klok. 1976. Новости сист. высш. и низш. раст. (Киев), 1975 : 99).

Отметим еще разновидность **P. spicatum var. pseudorchidea (Pacz.) Tzvel. comb. nov.** (= *Veronica spicata* var. *pseudorchidea* Pacz. 1910, Зап. Новоросс. общ. естествоисп. 34 : 144), характеризующуюся отсутствием опушения.

Другие российские виды этого рода приведены в работах Черепанова (1973 : 561—562) и Holub (1998).

15. Роды *Chrysanthemum* и *Glebionis* Cass.

К сожалению, в последнее время большинством членов международного комитета по номенклатуре растений было принято предложение об изменении лектотипа линнеевского рода *Chrysanthemum* L. До этого лектотипом вполне обоснованно считался *C. coronarium* L., которому еще во времена Римской империи принадлежало название *Chrysanthemum.* Теперь же в качестве лектотипа рода принят широко культивируемый вид *C. indicum* L., известный в последнее время под названием *Dendranthema indicum* (L.) Des Moul. Таким образом, многочисленным видам преимущественно восточноазиатского рода *Dendranthema* (DC.) Des Moul. возвращаются названия в роде *Chrysanthemum.* Из них в России представлены *C. chanetii* Levl. (= *C. erubescens* Stapf), *C. coreanum* (Levl. et Vaniot) Nakai et Mori, *C. indicum* L., *C. maximowiczii* Kom., *C. mongolicum* Ling, *C. morifolium* Ramat., *C. naktongense* Nakai, *C. sichotense* (Tzvel.) Worosch. (= *C. oreastrum* auct. non Hanse), *C. weyrichii* (Maxim.) Miyabe et Miyake, *C. zawadskii* Herbich. Для видов же бывшего рода *Chrysanthemum* приходится взять одно из названий, предложенных для каждого из 3 основных видов этого рода: *Glebionis* Cass. — для *Chrysanthemum coronarium* L. s. l., *Xanthophtalmum* Sch. Bip. — для *Chrysanthemum segetum* L. и *Ismelia* Cass. — для *Chrysanthemum carinatum* Schousb. Мы предлагаем принять для всех этих видов первое из названий — *Glebionis* Cass. (1826, Dict. Sci. Nat. 41 : 41), и в этом случае виды флоры России будут иметь следующие названия:

Glebionis carinata (Schousb.) Tzvel. comb. nov. (= *Chrysanthemum carinatum* Schousb. 1800, Jagttag. Vextrig. Marokko : 198).

G. coronaria (L.) Tzvel. comb. nov. (= *Chrysanthemum coronarium* L. 1753, Sp. Pl. : 890).

G. roxburghii (Cass.) Tzvel. comb. nov. (= *Chrysanthemum roxburghii* Cass. 1826, l. c. : 41.

G. segetum (L.) Fourr. 1869, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S. 17 : 90.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-15-97913).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. О родах *Trichophorum* Pers. и *Baeothryon* A. Dietr. // Новости сист. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 83—86.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 347—361.

Семихов В. Ф., Тимощенко А. С., Новожилова О. А., Арефьева Л. П. Вариабельность аминокислотного состава семян представителей трибы *Triticeae* (*Poaceae*) // Бюл. ГБС. 1998. Вып. 176. С. 132—140.

Филин В. Р. Отдел *Equisetophyta* // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 134—146.

Цвелев Н. Н. О вкладе Сергея Арсеньевича Невского в систематику растений // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 8. С. 1199—1204.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. № 6. С. 82—92.

Цвелев Н. Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 669—675.

Цвелев Н. Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 193—201.

Цвелев Н. Н. О видах подрода *Coleogeton* рода *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в северо-западной России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 88—91.

Цвелев Н. Н. О некоторых критических и заносных видах сосудистых растений северо-западной России // Новости сист. высш. раст. 1998. Т. 31. С. 257—269.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., 1973. 668 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Darbyshire S. J. Realignment of *Festuca* subgenus *Schedonorus* with the genus *Lolium* (*Poaceae*) // Novon, St. Louis. 1993. Vol. 3. P. 239—243.

Dostál J. Seznam cévnatých rostlin květeny československé. Praha, 1982. 408 p.

Hartog C. den, Plas F. van der. A synopsis of the *Lemnaceae* // Blumea. 1970. Vol. 18. N 2. P. 355—368.

Holub J. Ein Beitrag zur Abgrenzung der Gattungen in der Tribus *Aveneae*: die Gattung *Avenochloa* Holub // Acta Horti Bot. Prag. 1962. Vol. 1962. P. 75—86.

Holub J. Poznamky k československym taxonum celedi *Equisetaceae* // Preslia. 1972. T. 44. P. 112—130.

Holub J. *Stuckenia* Boerner 1912 — the correct name for *Coleogeton Potamogetonaceae* // Preslia. 1997. T. 69. P. 361—366.

Holub J. Reclassifications and new names in vascular plants, 1 // Preslia. 1998. T. 70. N 1. P. 97—122.

Landolt E. The family of *Lemnaceae* — monographic study, 1 // Veroffentl. Geobot. Inst. Zurich. 1986. H. 71. 566 p.

Les D. H., Haynes R. R. *Coleogeton* (*Potamogetonaceae*), a new genus of pondweeds // Novon, St. Louis. 1996. Vol. 6. P. 389—391.

Löve A. Generic evolution of the wheatgrasses // Biol. Centralbl. 1982. Bd 101. N 3. S. 199—212.

Löve A. Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repert. 1984. Bd 95, H. 7-8. S. 425—521.

Palisot Beauvois A. M. F. J. de. Essai d'une nouvelle agrostographie. Paris, 1812. 182 p.

Schouten G., Veldkamp J. F. A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (*Gramineae*) in Malesia and Thailand // Blumea. 1985. Vol. 30. N 2. P. 319—351.

Soreng R. J., Terrell E. E. Taxonomic notes on *Schedonorus*, a segregate genus from *Festuca* or *Lolium*, with new nothogenus × *Schedololium* and new combinations // Phytologia. 1997. Vol. 83, N 2. P. 85—88.

Valiejo-Roman K. M., Pimenov M. G., Terentieva E. J. et al. Molecular systematics of the *Umbelliferae*: using nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 1—22.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 XII 1998

SYMMARY

Absence of the objective criteria for the separation of genera causes considerable difficulty to decide if the new-separated genera should be accepted or not. Therefore, names of taxa of generic or subgeneric range often appear to be alternative. Time by time, the amount of the genera accepted grows more and more mostly because of division of large polytypic genera. As a rule, the smaller genera are more natural. Relations in some pairs of allied genera and their nomenclature are considered. Namely, the author proposes to accept the genera *Hippochaete* Milde, *Stuckenia* Boern., *Kreczetoviczia* Tzvel. gen. nov. (= *Baeothryon* auct.), *Critesion* Rafin., *Schedonorus* Beauv., *Staurogeton* (Reichenb.) Schur, *Cathartolinum* Reichenb., *Pseudolysimachion* Opiz. Limits and nomenclature of the genera *Blysmus* Panz. ex Schult., *Helictotrichon* Bess., *Avenella* Drej. and *Chrysanthemum* L. are discussed.

© А. Н. Сенников

ПЕРВЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЯСТРЕБИНОК (*HIERACIUM, ASTERACEAE*) ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

A. N. SENNIKOV. THE PRELIMINARY RESULTS OF STUDY OF *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) FROM THE BYELORUSSIAN FLORA

Впервые выявлен видовой состав рода *Hieracium* на территории Белоруссии (24 вида, включая 12 видов, новых для этой территории). Описан новый для науки вид *H. semilimbatum*. Сделаны некоторые изменения и уточнения в номенклатурной характеристике и синонимике названий.

Ключевые слова: систематика, номенклатура, *Hieracium*, Белоруссия, географическое распространение.

По сравнению со сравнительно хорошо изученными в отношении видового состава рода *Hieracium* L. территориями севера Восточной Европы разнообразие ястребинок флоры Белоруссии выявлено недостаточно полно. Из-за недостатка гербарного материала по роду *Hieracium* s. str., до 1990 г. представленного даже в гербариях Минска фактически лишь единичными листами, к настоящему времени для территории Белоруссии указывалось 17 видов ястребинок (Юксип, 1960; Шляков,1989), из которых мы считаем самостоятельными и достоверно встречающимися на данной территории только 12 видов. Лишь в последние 10 лет, главным образом благодаря активной работе белорусских ботаников Г. В. Вынаева, Д. И. Третьякова, С. А. Дмитриевой, Вал. Н. Тихомирова и М. А. Джуса, началось постепенное накопление гербарных образцов, позволившее сейчас подвести некоторые итоги таксономического изучения рода *Hieracium* (в объеме подрода *Hieracium*) во флоре Белоруссии.

Ниже в конспективной форме приводятся сведения о номенклатуре и известных нам местонахождениях видов ястребинок флоры Белоруссии, а также ключ для определения видов. Синонимы указываются лишь в случае впервые проведенной синонимизации. При всех номенклатурных изменениях даются ссылки на принятое ранее во «Флоре европейской части СССР» (Шляков, 1989) цитирование названий. Весь гербарный материал, послуживший основой данной работы, хранится в Минске (MSK, MSKU), дубликаты — в С.-Петербурге (LE).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *HIERACIUM* ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

1. Растения с более или менее выраженной розеткой прикорневых листьев, обычно хорошо развитой во время цветения . . . . 2.

+ Растения без розетки прикорневых листьев, но иногда с сохраняющимися ко времени цветения 1—2 сближенными листьями близ основания стебля . . . . 18.

2. Листья розетки с четко отграниченной от черешка пластинкой, яйцевидные, яйцевидно-эллиптические, продолговато-яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, редко (внутренние) ланцетные, с сердцевидным, закругленным, усеченным или клиновидным основанием и более или менее быстро заостренной или в различной степени притупленной верхушкой; стеблевые листья в числе 0—1(2), сверху всегда без звездчатых волосков . . . . 3.

+ Листья розетки обычно с постепенно переходящей в черешок пластинкой, ланцетные или яйцевидно-ланцетные, с клиновидным основанием и более или менее постепенно заостренной верхушкой; стеблевые листья в числе (1) 2—10, хотя бы верхние со звездчатыми волосками сверху . . . . 14.

3. На листочках обертки всегда присутствуют простые волоски, хотя бы единичные на чешуевидных листочках в основании корзинки . . . . 4.

+ Листочки обертки и чешуевидные листочки в основании корзинок и на ножках корзинок всегда без простых волосков . . . . 9.

4. Железистые волоски на листочках обертки короткие (0.2—0.5, единичные 0.7 мм дл.) . . . . 5.

+ Железистые волоски на листочках обертки более длинные (0.7—1.3 мм дл.) . . . 7.

5. Наружные листья розетки продолговато-яйцевидные, внутренние (как и стеблевой лист) — треугольно-яйцевидные, узкотреугольные или яйцевидно-ланцетные, нередко длинно оттянутые, в нижней половине с мелкими до крупных острыми зубцами, сверху без волосков или с редкими простыми волосками; листочки обертки с редкими до довольно частых железистыми и редкими до рассеянных короткими простыми волосками . . . . 18. *H. prolixum.*

+ Листья розетки продолговато-яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, с мелкими, нередко притупленными зубцами, сверху с многочисленными простыми волосками . . . . 6.

6. Листочки обертки с редкими до рассеянных железистыми и частыми до обильных длинными светлыми простыми волосками; листья розетки с обильными простыми волосками 0.8—1.0 мм дл. . . . . 16. *H. oistophyllum.*

+ Листочки обертки с редкими до рассеянных железистыми и короткими темными простыми волосками; листья розетки сверху с частыми простыми волосками 0.5—0.8 мм дл. . . . . 10. *H. persimile.*

7. Листья продолговато-ланцетные или яйцевидно-ланцетные, острые, со стреловидным или усеченным основанием, пильчато-зубчатые; листочки обертки узкие, с частыми железистыми и довольно редкими до рассеянных короткими (до 1 мм дл.) темными простыми волосками . . . . 11. *H. catenatum.*

+ Листья продолговатые или продолговато-яйцевидные, с закругленной, притупленной или островатой верхушкой и закругленным или ширококлиновидным основанием, выемчато-зубчатые или с расставленными мелкими широкими зубцами . . . . 8.

8. Листочки обертки с редкими до рассеянных простыми и частыми железистыми волосками, по краю с тонкой каймой из звездчатых и малоклеточных волосков . . . . 17. *H. orbicans.*

+ Листочки обертки с единичными до очень редких, большей частью в основании листочков, простыми и обильными железистыми волосками, без каймы . . . . 8. *H. pellucidum.*

9. Листочки обертки с обильными железистыми волосками, на верхушке с многочисленными скученными микрожелезками 0.1—0.3 мм дл. . . . 14. *H. durum.*

+ Листочки обертки с частыми до обильных железистыми волосками и небольшим количеством рассеянных микрожелезок, никогда не скученных на верхушке листочков . . . . 10.

10. Листья розетки продолговатые или продолговато-яйцевидные, с закругленной или притупленной верхушкой и сердцевидным и закругленным, реже ширококлиновидным основанием, по краю с мелкими широкими зубцами, волнисто-зубчатые или почти цельнокрайные . . . . 11.

+ Листья розетки треугольно-яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, острые, со стреловидным, усеченным или ширококлиновидным основанием, по краю обычно с крупными острыми зубцами . . . . 13.

11. Язычки цветков без ресничек; листья розетки сверху с частыми простыми волосками 0.5—1.0 мм дл. . . . . 12. *H. oblongum.*

+ Язычки цветков с многочисленными ресничками . . . . 12.

12. Листочки обертки с широкой белой каймой из звездчатых и коротких малоклеточных волосков; листья розетки сверху с редкими до рассеянных простыми волосками 0.5—0.6 мм дл. . . . . 9. *H. hjeltii.*

+ Листочки обертки с узкой, слабо заметной каймой или только с хохолком на верхушке; листья розетки сверху с частыми простыми волосками 0.8—1.2 мм дл. . . . . 19. *H. semilimbatum.*

13. Листочки обертки с обильными тонкими железистыми волосками 0.7—1.0(1.3) мм дл., обычно по краю со звездчатыми волосками, на верхушке с

хохолком; листья розетки в основании обычно с острыми узкими зубцами, сверху с простыми волосками до 0.8 мм дл.; цветки бледно-желтые . . . . 15. *H. sylvularum.*

+ Листочки обертки с частыми толстоватыми железистыми волосками 0.5—0.7(1) мм дл., по всей поверхности с рассеянными звездчатыми волосками; листья розетки сверху с простыми волосками до 0.5 мм дл.; цветки насыщенно-желтые . . . . 13. *H. torticeps.*

14. Листочки обертки в основании с единичными до очень редких простыми волосками, редко без них, с рассеянными до обильных железистыми волосками (0.5)0.8—1.5 мм дл. . . . . 15.

+ Листочки обертки с железистыми и (редкими) частоватыми до обильных простыми волосками . . . . 17.

15. Листочки обертки короткие (7—9 мм дл.), треугольные, по краю с широкой белой каймой из звездчатых и коротких малоклеточных волосков . . . . 22. *H. silenii.*

+ Листочки обертки более длинные (9—10 мм дл.), узкотреугольные или линейные, без каймы . . . . 16.

16. Листья розетки и нижние стеблевые листья продолговато-ланцетные или широколанцетные, сверху с простыми волосками 1.0—1.2 мм дл.; листочки обертки с обильными железистыми волосками 0.8—1.5 мм дл. . . . 20. *H. diaphanoides.*

+ Листья розетки и нижние стеблевые листья ланцетные, сверху с простыми волосками 0.5—0.8 мм дл.; листочки обертки с частыми до обильных железистыми волосками 0.5—0.8 мм дл. . . . . 21. *H. chlorophyllum.*

17. Листочки обертки с многочисленными очень короткими малоклеточными волосками, редко почти без них; листья сверху с рассеянными простыми волосками 0.8—1.2 мм дл. . . . . 24. *H. vulgatum.*

+ Листочки обертки без малоклеточных волосков; листья сверху с частоватыми до частых простыми волосками 0.5—0.8 мм дл. . . . . 23. *H. jaccardii.*

18. Наружные и средние листочки обертки с завернутыми или отклоненными наружу верхушками, без опушения или по средней линии с немногочисленными короткими железистыми, иногда также с простыми и звездчатыми волосками . . . . 19.

+ Листочки обертки прижатые . . . . 21.

19. Стебель с жесткими отстоящими простыми волосками; листочки обертки с довольно редкими до частоватых железистыми волосками 0.2—0.5 мм дл., иногда также с единичными простыми волосками или без опушения . . . . 4. *H. pervagum.*

+ Стебель с немногочисленными мягкими простыми волосками; листочки обертки без опушения или по средней линии с единичными до очень редких железистыми волосками 0.1(0.3) мм дл., иногда со звездчатым опушением и (или) единичными простыми волосками . . . . 20.

20. Листья ланцетные до линейных (отношение длины к ширине 8—15(18)), более или менее зубчатые . . . . 2. *H. umbellatum.*

+ Листья нитевидно-линейные (отношение длины к ширине 20 и более), с единичными зубцами или цельнокрайные . . . . 3. *H. filifolium.*

21. Листочки обертки широкие (1.2—1.6 мм шир.), большей частью по средней линии с очень редкими до рассеянных прижатыми железистыми 0.2—0.4(0.8—1.2) мм дл. и единичными до очень редких простыми волосками; листья обычно сосредоточены в нижней части стебля, выше середины стебля резко уменьшающиеся, яйцевидно-ланцетные до яйцевидных . . . . 1. *H. silvestre.*

+ Листочки обертки более узкие, с рассеянными до частых простыми и (или) железистыми волосками; листья обычно равномерно распределены по стеблю . . 22.

22. Листочки обертки с рассеянными до довольно частых железистыми волосками, лишь самые наружные также с единичными до очень редких простыми волосками . . . . 6. *H. laevigatum.*

+ На листочках обертки всегда присутствуют хотя бы рассеянные простые волоски . . . . 23.

23. Листочки обертки с довольно редкими железистыми 0.2—0.4 мм дл., рассеянными до частоватых простыми и рассеянными до частых звездчатыми волосками . . . . 7. *H. godbyense.*

+ Листочки обертки с более длинными железистыми волосками, число которых находится примерно в равном соотношении с числом простых волосков, без малоклеточных волосков . . . . 5. *H. rigidum.*

Конспект видов *Hieracium* флоры Белоруссии

Sect. 1. *Accipitrina* Koch.

1. *H. silvestre* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl. : 70. — *H. vagum* Jord. 1849, Cat. Jard. Grenoble : 21. — *H. virgultorum* auct. non Jord.: Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 85; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 228.

Широко распространенный в Западной и Средней Европе, а также и на Кавказе вид, заходящий в Восточную Европу (страны Балтии, Белоруссия, Калининградская, Ленинградская и Псковская области России, Карпаты и Крым). Мы считаем необоснованным различение «мелких» видов в данной группе по признакам формы листьев и степени выраженности опушения на стебле, как было предложено в классических обработках (Юксип, 1960; Шляков, 1989). Таким образом, к этому виду следует также отнести указания на произрастание в Восточной Европе *H. obliquum* Jord., *H. scabiosum* (Sudre) Juxip ex Kotov и *H. lugdunense* (Rouy) Juxip ex Schljak. Приводившийся ранее для территории Восточной Европы *H. virgultorum* Jord. представляет собой особый западноевропейский вид, отличающийся от *H. silvestre* бóльшим количеством железистых волосков на листочках обертки, равномерно распределенных по всей поверхности листочка (а не только по средней линии). В пределах бывшего СССР *H. virgultorum* нам известен только из Крыма. Также к *H. virgultorum* принадлежит ошибочно отнесенный В. Я. Николаевым (1990) и *H. sabaudum* L. s. str. экземпляр без указания точного места сбора: «Кавказ, К. А. Мейер». Надпись на этикетке сделана не рукой Мейера (по-видимому, Н. А. Буша); здесь очень вероятна путаница этикеток в гербарии Мейера, часть которого до сих пор хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) немонтированной, причем во многих случаях в обложках находятся несколько сборов на одном и том же листе бумаги. Таким образом, мы исключаем *H. sabaudum* и *H. virgultorum* из состава флоры бывшего СССР.

Изученные образцы *H. silvestre* из Белоруссии: «Минская обл., Мядельский р-н, окр. хут. Хамино, опушка соснового леса, 26 VIII 1982, Ю. Бибиков»; «Витебская обл. и р-н, окр. д. Орехово, Летчанский с/с, на опушке широколиственного леса, 3 IX 1997, И. Шимко»; «Витебская обл., Лепельский р-н, окр. д. Домжерицы, еловый лес с осиной, березой, ольхой вдоль лесной дороги, 18 IX 1993, № 2914, Д. Третьяков»; там же, «к юго-западу от деревни, фрагмент ельника березово-сосново-снытевого, 23 VIII 1997, № 1349, М. Джус».

Sect. 2. *Umbellata* (Fries) Williams.

2. *H. umbellatum* L. 1753, Sp. Pl. : 804.

Обычный вид, распространенный по всей территории Белоруссии.

3. *H. filifolium* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 471.

Слабо отграниченная от *H. umbellatum* L. раса, встречающаяся в сосновых лесах на песках.

4. *H. pervagum* Jord. ex Boreau, 1857, Fl. Centre Fr., ed. 3, 2 : 388. — *H. hirsuticaule* Schljak. 1966, Фл. Мурм. обл. 5 : 430, 296. — *H. schennikovii* Schljak. 1975, Новости сист. высш. раст. 12 : 228.

Слабо отграниченная от *H. umbellatum* раса, встречающаяся в Белоруссии по крупным рекам (Вал. Н. Тихомиров, устное сообщение) и как заносное по обочинам дорог. Новый вид для флоры Белоруссии.

Sect. 3. *Tridentata* (Fries) G.Schneid.

5. *H. rigidum* C. Hartm. 1820, Handb. Scand. Fl.: 300; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8: 240. — *H. linifolium* Th. Sael. ex Lindeb. 1874, in Blytt, Norg. Fl. 2: 662. — *H. savo-karelicum* Norrl. 1906, in Cajander, Melan Suomen Kasvio, ed. 5: 731.

Новый вид для флоры Белоруссии. Распространен в южной Скандинавии и на севере европейской части России. В Белоруссии известен из нескольких местонахождений: «Минская обл. и р-н, окр. ж.-д. ст. Крыжовка, сосняк черничный, 5 VII 1997, № 2035, С. Дмитриева»; «Гродненская обл., Щучинский р-н, 1.5 км к юго-западу от д. Голубы, Зачепинское лесничество, сосняк можжевело-брусничный на холмах с участием арники горной, редко, 25 VI 1996, А. Скуратович, Т. К. Морозова»; «Гродненская обл. и р-н, в 3 км к северо-востоку от д. Соничи, Августовское лесничество, сосняк мшистый на прирусловой террасе р. Неман, 23 VI 1997, № 2682, С. Дмитриева».

6. *H. laevigatum* Willd. 1803, Sp. Pl., ed. 3, 3: 1590. — *H. tridentatum* (Fr.) Fr. 1848, Symb. Hist. Hierac.: 171. — *H. vulgatum* var. *tridentatum* Fr. 1819, Novit. Fl. Suec., ed. 1, 5: 77.

Редкий вид, указывавшийся ранее для Белоруссии под названием *H. rigidum* C. Hartm. В нашем понимании имеет очень широкий ареал: от Западной Европы до Карелии. В Белоруссии нам известно одно местонахождение: «Окр. г. Гродно, близ д. Гибуличи, в сосновом лесу, 21 VII 1993, № 88, Г. Вынаев».

7. *H. godbyense* (Norrl.) Norrl. 1895, in Mela, Suomen Koulukasvio, ed. 3: 566. — *H. rigidum* subsp. *godbyense* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1: 147, 108. — *H. mixopolium* (Dahlst.) Dahlst. 1896, Hier. Scand. Exs. 10: N 89. — *H. rigidum* subsp. *mixopolium* Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 26, 3: 224.

Новый вид для флоры Белоруссии. Распространен в южной Скандинавии, в странах Балтии, в России (Карелия, Ленинградская и Калининградская области) и, по-видимому, в Средней Европе. Единственное местонахождение в Белоруссии: «Гродненская обл., Лидский р-н, окр. деревень Бердовка и Волковцы, сухие сосняки верескового и орлякового типов, 16 VII 1973, Н. Козловская, О. Маевская».

Sect. 4. *Hieracium*.

Subsect. 1. *Hieracium*.

8. *H. pellucidum* Laest. 1824, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1824: 172.

Известен из Минской обл.: «Минский р-н, 300 м к югу от о. п. Волчковичи, ельник кисличный, 19 VI 1997, № 97, Вал. Тихомиров»; «Воложинский р-н, 5.5 км к западу от пос. Раков, левый берег р. Ислочи. Ельник мшистый, 28 VI 1997, № 123, Вал. Тихомиров».

9. *H. hjeltii* Norrl. 1889, in Herb. Fl. Fenn., ed. 2, 1: 151.

Новый вид для флоры Белоруссии. Фенноскандско-балтийский вид. Единственное местонахождение: «Витебская обл., Миорский р-н, к северо-востоку от г. Миоры, 1.2 км к востоку от д. Загорье, березово-еловый лес, 3 VIII 1997, № 1493a, М. Джус».

10. *H. persimile* (Dahlst.) Dahlst. 1896, Herb. Hier. Scand. 9:N 17; K. Joh. 1902, Ark. Bot. (Stockholm), 28, 7:49. — *H. praetenerum* subsp. *persimile* Dahlst. 1893, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 25, 3:155.

Указывался ранее (Шляков, 1989) для территории Белоруссии. Нам известен единственный сбор: «Минская обл., окр. оз. Клевел, 6 VI 1996, № 16, Г. Вынаев». Скандинавско-среднеевропейский (?) вид, описан из Швеции. Белорусские растения несколько отличаются от шведских редкими до рассеянных (а не частыми до очень частых) железистыми волосками на листочках обертки и ножках корзинок.

11. *H. catenatum* Sennik. 1995, Бот. журн. 80, 3:82.

Новый вид для флоры Белоруссии. Описан из Львовской обл. Украины (окр. г. Сколе). По-видимому, среднеевропейский вид. Известные местонахождения: Брестская обл., «Беловежская пуща, в смешанном лесу к западу от д. Белый Лесок, 28 VI 1960, Саванович»; «Брестский р-н, окр. д. Томашовка, злаково-разнотравный ценоз в сосняке черничном, 13 VI 1993, № 2545, С. Дмитриева, Д. Третьяков».

12. *H. oblongum* Jord. 1849, Cat. Jard. Grenoble:7. — *H. microspilon* (Jord. ex Sudre) Schljak. 1989, Фл. европ. части СССР, 8:261.

Новый вид для флоры Белоруссии. Западно- и среднеевропейский вид. Известное местонахождение: «Брестская обл. и р-н, 1 км к востоку от д. Томашовка, злаково-разнотравный ценоз в сосняке черничном, 13 VI 1994, № 2547, С. Дмитриева, Д. Третьяков». В Восточной Европе нам известен также из Закарпатской и Ровенской областей Украины.

13. *H. torticeps* (Dahlst.) Dahlst. 1893, Hier. Scand. Exs. 5:N 32; K. Joh. 1928, Ark. Bot. (Stockholm), 21A, 15:50; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8:264, cum auct. «(Dahlst.) K. Joh.». — *H. grandidens* subsp. *torticeps* Dahlst. 1893, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 25, 3:128. — *H. carcarophyllum* K. Joh. 1902, Bih. Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 28, 7:42. — *H. sylvaticum* subsp. *radomense* Zahn, 1911, in Schedae Herb. Fl. Ross. 7:37. — *H. sylvaticum* subsp. *herbidum* Zahn, 1911, l. c.:37—38.

Среднеевропейский вид, интродуцированный в Швеции в качестве газонного растения в старых парках. Описан из Швеции. В Белоруссии отмечен в естественных местообитаниях: Гродненская обл. и р-н, «2.5 км к северо-востоку от д. Соничи, сосняк мшистый, 23 VI 1997, № 60 (2675), С. Дмитриева»; «окр. д. Дзмисевичи, сосняк мшистый с дубами, 23 VI 1997, А. Скуратович, Т. Морозова»; «Гродно, лесопарковая зона „Пышка", меловой карьер, 17 VI 1979, Е. Блудов»; «Брестская обл., Пружанский р-н, Беловежская пуща, Ясенское лесничество, бор-черничник, 17 VII 1962, Суховер, Хованская». Этот вид известен нам также по сборам из Польши (окр. Пулавы и Радома) и Украины (Закарпатская обл.).

14. *H. durum* Hyl. 1943, Symb. Bot. Upsal. 7, 1:151.

Новый вид для Восточной Европы. По-видимому, среднеевропейский вид, интродуцированный в Швеции в качестве газонного растения в старых парках. Описан из Швеции. Нам известен также по сборам из парков окрестностей С.-Петербурга. В Белоруссии отмечен в естественных местообитаниях, единственное местонахождение: «Минская обл., Клецкий р-н, 2.5 км к югу от Машуки, сосняк мшисто-черничный с подростом ели и дуба, 15 VI 1997, № 70, Вал. Тихомиров». Скорее всего, к этому же виду относится экземпляр с Украины: «Львовская обл., Жовковский р-н, 1.5 км к юго-западу от с. Мацошин, северо-западный склон оврага, 13 VII 1996, № 1989, И. Бузунова, Л. Красовская, В. Гончаренко, А. Кузякин» (LE).

15. *H. sylvularum* Jord. ex Boreau, 1857, Fl. Centre Fr., ed. 3, 2:418; Шляк. 1989, Фл. Европ. части СССР, 8:261, «*silvularum*». — *H. murorum* subsp. *setaceo-dentatum* Rehm. et Wol.? Fl. Polon. Exs.:N 198.

Один из самых широко распространенных видов. В Восточной Европе встречается в естественных местообитаниях на Украине (Карпаты), в Белоруссии, в странах

Балтии, в России (Калининградская обл., Ленинградская обл.: Усть-Луга; схожие формы в Тверской и Московской областях). Обычен как интродуцированное газонное растение в старых парках Ленинградской и Московской областей. В Белоруссии многократно отмечен в Минской, Гродненской и Брестской областях, а также в окр. г. Могилева (только старые сборы N. Downar — LE). Сюда же в качестве синонима с некоторым сомнением мы относим *H. serratifolium* Jord. ex Boreau.

16. *H. oistophyllum* Pugsl. 1941. Bot. Journ. (London), 79: 194.

Новый вид для флоры Белоруссии. Собран на коренных берегах р. Исллочи близ пос. Раков (Минская обл., Воложинский р-н) и идентифицирован Вал. Н. Тихомировым.

17. *H. orbicans* (Almq. ex Stenstr.) Dahlst. 1892, Herb. Hier. Scand. 1 : N 69; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 270, cum auct. «Almq. ex Stenstr». — *H. sylvaticum* subsp. *orbicans* Almq. ex Stenstr. 1889, Värml. Archier.: 23.

Новый вид для флоры Белоруссии. Единственное местонахождение: «Витебская обл., Глубокский р-н, 2 км к северо-востоку от д. Свобода, вблизи хут. Каменка на южной оконечности оз. Долгое, облесенный и закустаренный склон озерной котловины юго-западной экспозиции с рощицей карельской березы, изредка, 12 VII 1985, № 103, Г. Вынаев, Л. Мертвинский». По-видимому, встречается также в странах Балтии (Шляков, 1989). Указание этого вида для восточной Эстонии и Лужского р-на Ленинградской обл. России (Шляков, 1989) относится к *H. submarginellum* (Zahn) Juxip ex Schljak.

18. *H. prolixum* Norrl. 1888, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 3, 4 : 94. — *H. christianense* (Dahlst. ex Stenstr.) K. Joh. 1928, Ark. Bot. (Stockholm), 21A, 15 : 15; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 282, cum auct. «Dahlst. ex Stenstr.». — *H. sylvaticum* subsp. *christianense* Dahlst. ex Stenstr. 1889, Värml. Archier.: 11. — *H. prolixum* subsp. *caesitium* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1 : 150. — *H. caesitium* (Norrl.) Norrl. 1895, in Mela, Suomen Koulukasvio, ed. 3 : 549; Шляк. 1989, цит. соч.: 282, pro syn., cum auct. «Norrl.».

Новый вид для флоры Белоруссии. В принятом нами широком объеме распространен по всему северу Восточной Европы. С территории Белоруссии нам известны только 2 гербарных образца, собранных после опадания семянок: «Гродненская обл., Ошмянский р-н, 1.5 км к югу от д. Новосяды, ельник чернично-мшистый, 20 VII 1997, № 149, Вал. Тихомиров»; «Витебская обл., Миорский р-н, елово-сосново-березовый лес на крутых береговых склонах к оз. Укля и оз. Важа, изредка, одиночно, 7 VIII 1997, И. Шимко».

19. H. semilimbatum Sennik. sp. nov.

Folia rosularia exteriora atro-viridia, oblongo-ovata vel oblongo-elliptica, apice obtusata, basi rotundata vel truncata, subintegerrima, supra pilis simplicibus 0.8—1.2 mm lg. dense tecta; interiora oblonga, oblongo-ovata vel ovato-lanceolata, undulato-dentata vel subintegerrima, apice breviter acutata vel obtusata, basi rotundata vel late cuneata; folium caulinum unicum, ovato-lanceolatum vel reductum. Inflorescentia generalis subcorymboso-paniculata, 3—6-cephala. Involucri phylla 7—9 mm lg., 0.8—1.0 mm lt., pilis glanduliferis tenuibus 0.5—0.8(1) mm lg. densis, copiosis, regulariter distributis, pilis stellatis sparsis — densiusculis, pilis simplicibus nullis obsita, nec non phylla exteriora pilis stellatis anguste marginata, interiora apice leviter comosa, interdum vix marginata. Pedunculi pilis glanduliferis densiusculis 0.3—0.5(0.6) mm lg. obsiti, pellucide stellati. Ligulae florum irregulariter ciliatae. Styli spinulis nigris instructi.

Typus: «Belorussia, prov. Brest, distr. Kamenetz, regio silvatica „Belovezhskaja puschcza" dicta, ad septentriones 1.5 km versus a vico Dmitroviczi, 16 VIII 1979, N 289, L. Simonovicz» (LE, iso-MSK).

Affinitas. A *H. hjeltii* Norrl. involucri phyllis vix (non late) marginatis nec non foliis rosularibus pilis simplicibus longioribus et densioribus tectis differt.

Наружные прикорневые листья розетки темно-зеленые, продолговато-яйцевидные или продолговато-эллиптические, с притупленной верхушкой и закругленным или усеченным основанием, почти цельнокрайные, сверху с частыми простыми волосками 0.8—1.2 мм дл.; внутренние — продолговатые, продолговато-яйцевидные или ланцетно-яйцевидные, волнисто-зубчатые или почти цельнокрайные, с закругленным или ширококлиновидным основанием, на верхушке коротко заостренные или притупленные; стеблевой лист яйцевидно-ланцетный или редуцирован. Общее соцветие щитковидно-метельчатое, из 3—6 корзинок. Листочки обертки 7—9 мм дл., 0.8—1.0 мм шир., с очень частыми обильными тонкими железистыми волосками 0.5—0.8(1.0) мм дл., равномерно распределенными по листочку, с рассеянными—частоватыми звездчатыми волосками, без простых волосков; также наружные листочки с узкой каймой из звездчатых волосков, внутренние на верхушке со слабым хохолком, иногда с едва заметной каймой. Ножки корзинок с частыми железистыми волосками 0.3—0.5(0.6) мм дл. и прозрачным звездчатым опушением. Язычки цветков неравномерно реснитчатые. Столбики с черными шипиками.

Тип: «Белоруссия, Брестская обл., Каменецкий р-н, Беловежская пуща, 1.5 км к северу от д. Дмитровичи, 16 VIII 1979, № 289, Л. Симонович» (LE, изотип — MSK).

Родство. От *H. hjeltii* Norrl. отличается листочками обертки с едва заметной (а не всегда широкой) каймой и листьями розетки с более длинными и частыми простыми волосками.

По-видимому, среднеевропейский вид. Нам известен гербарный экземпляр из Чехии: «Moravia, in silva „Theiner Forst" pr. Leipnik, 23. Maii 1907, N 233 (C. H. Zahn, Hieraciotheca Europaea), A. Oborny» (p. p., cum *H. oblongo* Jord.), практически неотличимый от белорусских.

Subsect. 2. *Vulgata* Dahlst.

20. *H. diaphanoides* Lindeb. 1882, Hier. Bidr.: 11.

Новый вид для флоры Белоруссии. Один из самых широко распространенных видов, встречающихся в Средней Европе, на севере Восточной Европы и в Скандинавии. В Белоруссии известен из многих местонахождений в Минской, Гродненской и Брестской областях. Собран в ельниках и сосняках различного типа.

21. *H. chlorophyllum* Jord. ex Boreau, 1857, Fl. Centre Fr., ed. 3, 2: 399.

Новый вид для флоры Белоруссии. В Восточной Европе был известен из стран Балтии (Sell, West, 1976) и Карпат. В Белоруссии собран Г. В. Вынаевым в окр. оз. Свирь (на северной границе Гродненской и Минской областей).

22. *H. silenii* (Norrl.) Norrl. 1878, in Vainio, Kasvistonsuht. Pohj.-Suom.: XXVII; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8: 255, cum auct. «Norrl.». — *H. vulgatum* subsp. *silenii* Norrl. 1878, in Vainio, Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. 3: 65, «*Siléni*», nomen. — *H. silenii* Norrl. 1871, Not. Sällsk. Fauna Fl. Fenn. Förh. 11: 135, descr., nom. invalid. provis., «*Siléni*».

Новый вид для флоры Белоруссии. Фенноскандско-балтийский вид. Единственное местонахождение в Белоруссии: «Минская обл., Дзержинский р-н, ельник с березой чернично-мшистый между д. Скородное и о. п. „806 км", 17 VI 1997, № 90, Вал. Тихомиров».

23. *H. jaccardii* Zahn, 1898, in Dörfl. Herb. Norm. 36: 186 (N 3567) (n. v.). — *H. pinnatifidum* Lönnr. ex Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 26, 3: 88, 90, s. str. — *H. vulgatum* subsp. *subpunctillatiforme* Zahn, 1908, in Schedae Herb. Fl. Ross. 6: 94, «*subpunctilatiforme*»; id. 1921, in Engl. Pflanzenreich, 76: 369. — *H. neopinnatifidum* Pugsl. 1948, Journ. Ecol. 33: 346. — *H. borodinianum* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19: 490.

Один из самых обычных в Белоруссии видов. Имеются гербарные сборы из Гродненской, Минской и Брестской областей. В Восточной Европе большей частью замещает *H. vulgatum* Fr. к югу от 59° с. ш., встречается также в южной Скандинавии и Средней Европе. Вид сильно изменчив по признакам опушения листочков обертки (особенно это относится к соотношению железистых и простых волосков, а также к длине последних. Типового материала *H. jaccardii* мы не видели; идентификация вида основывается на гербарном образце, который C. Zahn определил как *H. vulgatum* Fr. subsp. *jaccardii* (Zahn) Zahn: «Польша, Келецкая губ., Бодзентинское лесничество, в пихтовом лесу на сухих местах, 18 VI 1907, С. Ганешин» (LE).

24. *H. vulgatum* Fr. 1819, Novit. Fl. Suec.: 75, s. str.

Мы относим к этому виду единственный сбор: «Брестская обл., Беловежская пуща, смешанный влажный лес у д. Белый Лесок, 11 VII 1957, Харитончик». По-видимому, этот вид очень редок на территории, занимаемой *H. jaccardii* Zahn.

Таким образом, в настоящее время на территории Белоруссии достоверно известны 24 вида ястребинок; из них 14 видов указываются нами впервые. По имеющимся данным еще трудно судить о распространении многих видов ястребинок на территории этой страны; еще сложнее определить степень влияния флор Балтии и Средней Европы на видовой состав белорусских ястребинок. Так, можно с достаточной уверенностью говорить о *H. oblongum, H. catenatum, H. torticeps, H. durum, H. sylvularum, H. chlorophyllum, H. semilimbatum* и *H. silvestre* как о представителях западного, среднеевропейского генетического элемента флоры, в то время как *H. hjeltii, H. oistophyllum, H. orbicans, H. prolixum* и *H. silenii* могут быть отнесены к северному, балтийскому элементу. Познание ястребинок территории Белоруссии, на наш взгляд, ценно тем, что оно выявляет связующее положение белорусского набора видов ястребинок между среднеевропейским и балтийским (общебалтийским, включая южноскандинавский) и может пролить свет на историю расселения видов этого рода на территории Восточной Европы.

Кроме указываемых нами видов для территории Белоруссии (в составе Верхне-Днепровского флористического района) по литературным источникам (Шляков, 1989) приводятся также следующие виды: *H. distractum* Norrl., *H. gentile* Jord. ex Boreau, *H. knafii* (Čelak.) Zahn. Мы считаем сомнительными эти указания и исключаем перечисленные виды из состава флоры Белоруссии.

Типификация некоторых названий, относящихся к роду *Hieracium*

H. sylvaticum (L.) Gouan subsp. *herbidum* Zahn, 1911, in Schedae Herb. Fl. Ross. 7 : 37—38.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Prov. Lublin (Polonia), distr. Novo-Alexandria [= Puławy], in silva Kozij-bor, in fruticetis, 20 V 1907, N 2090 (Herbarium Florae Rossicae), S. Ganeschin» (LE, isotypus — LE).

H. sylvaticum (L.) Gouan subsp. *radomense* Zahn, 1911, in Schedae Herb. Fl. Ross. 7 : 37.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Prov. Radom (Polonia), distr. Kosenitzky, ad pinetorum margines pr. p. Gura-Puławska, 20 VIII 1908, N 2089 (Herbarium Florae Rossicae), N. Zinger» (LE, isotypus — LE).

H. vulgatum Fr. subsp. *subpunctilatiforme* Zahn, 1908, in Schedae Herb. Fl. Ross. 6: 94, «*subpunctilatiforme*».

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Polonia, prov. Lublin, in pineto pr. Novo-Alexandria [= Puławy], 3 Julii 1905, N 1847 (Herbarium Florae Rossicae), N. Zinger» (LE, isotypus — LE).

Данная работа была выполнена по инициативе Г. В. Вынаева (Минск), которому автор выражает свою признательность за организацию проекта и доставки гербарных материалов в Санкт-Петербург. Неоценимую помощь оказал также Вал. Н. Тихомиров (Минск), принявший самое активное участие в сборе материала в природе и взявший на себя труд по первичной обработке коллекции и поддержке контактов между Минском и С.-Петербургом. Результаты работы предназначены для готовящегося к печати «Определитеяя сосудистых растений Беларуси».

Исследования проводились при финансовой поддержке Подпрограммы «Биологическое разнообразие» и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-15-97913).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаев В. Я. Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Hieracium* — секции *Prenanthoidea, Schmalhauseniana, Foliosa, Sabauda, Umbellata, Tridentata* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 556—563.

Шляков Р. Н. Ястребинка — *Hieracium* L., Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—379.

Юксип А. Я. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. С. 1—698.

Sell P. D., West C. Hieracium L. (incl. *Pilosella* Hill) // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 359—410.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 X 1998

SUMMARY

Species composition of the genus *Hieracium* L. s. str. in Byelorussia is revealed for the first time. It includes 24 species of four sections, 12 of them are new for this territory. One new species of *Muroria* group, close to *H. hjeltii* Norrl., is described as *H. semilimbatum* Sennik. Some nomenclatural and taxonomic changes are made. Three names are typified with lectotypes.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.53):582.29

© И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ АЗИИ И РОССИИ ЛИШАЙНИКИ ИЗ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

I. N. URBANAVICHENE, G. P. URBANAVICHUS. NEW AND RARE FOR ASIA AND RUSSIA LICHENS FROM THE SOUTHERN BAIKAL REGION

Приведены данные о 13 видах лишайников из Южного Прибайкалья, 5 из которых новые для России, 5 — впервые указываются для Азии. Обсуждаются особенности географического распространения видов.

Ключевые слова: лишайники, флора, Прибайкалье.

При обработке коллекции лишайников, собранных нами в 1993—1997 гг. в Байкальском биосферном заповеднике, расположенном на южном берегу оз. Байкал (Республика Бурятия, хребет Хамар-Дабан, 51°30′ с. ш., 105°30′ в. д.), был выявлен ряд видов, новых и редких для Азии и России. Большинство видов являются новыми для Сибири, лишь *Lecidea silacea* (Ach.) Ach. известен по единичной находке на Алтае (Седельникова, 1990). 7 видов обнаружены на влажном северном макросклоне, 3 — на южном, еще 3 вида — как на северном, так и на южном макросклонах хребта.

Для каждого вида указываются автор, год и источник, откуда взято современное название; в скобках приводятся синонимы, встречающиеся в современной литературе. Образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Acarospora sinopica (Wahlenb.) Koerb. 1859, Parerg. Lich.: 57.

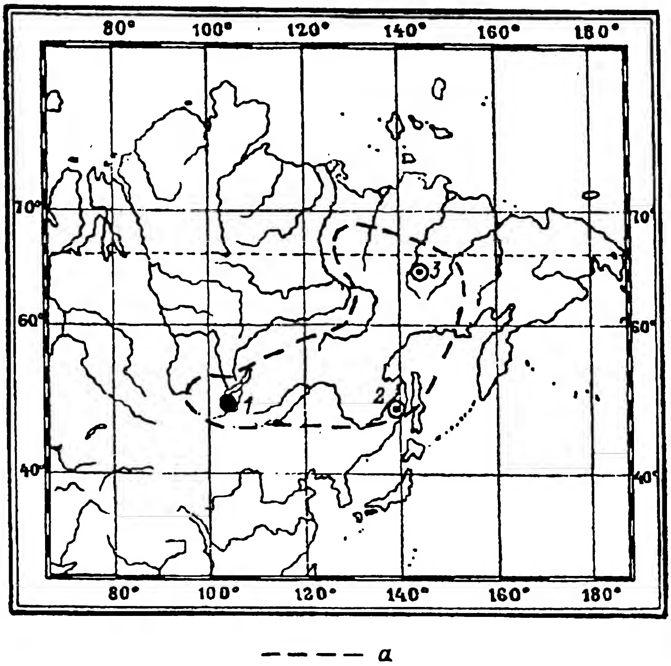
На территории заповедника собран дважды: в верховьях ручья Куртирей (приток р. Нижняя Хандагайта), 1600 м над ур. м., 11 VIII 1996 и в верховьях р. Ключевая (приток р. Выдриная), перевал Краснопевцева, 1970 м над ур. м., 6 VIII 1996. За пределами заповедника этот вид был обнаружен на северном макросклоне около водопада в нижнем течении р. Хара-Мурин (Иркутская обл.), 2 VII 1997. Во всех случаях лишайник произрастал на скалах с окислами железа во влажных условиях довольно близко от воды.

Новый вид для азиатской части России. В России найден в Карелии, на Кольском п-ове, на Новой Земле. Вид рассеяно встречается в горах Северной и Центральной Европы, Северной Америки. В Азии известен из Афганистана.

Acrocordia subglobosa (Vězda) Poelt, 1977, Ergänz. 1: 11. (=*Arthopyrenia subglobosa* Vězda, *Acrocordia subglobosa* (Vězda) Mak. nom. illeg.).

Южный макросклон хребта Хамар-Дабан, долина р. Темник, лиственничник разнотравный, Геологический убур, 1050 м над ур. м., левый берег напротив впадения р. Верхний Астай, крутой склон южной экспозиции, на выходах карбонатных пород, 20 VII 1994.

Новый вид для России. Первая находка в Азии. Известен из Европы (Чехия, Польша). Редко встречается в Судетах (Чехия) и Бескидах (Карпаты, Польша), где произрастает на карбонатных породах в нижних поясах гор (Nowak, Tobolewski, 1975).



Распространение *Boreoplaca ultrafrigida* в Азии.

1 — хребет Хамар-Дабан, *2* — хребет Сихотэ-Алинь, *3* — верховья р. Индигирка; *а* — граница предполагаемого ареала вида в Северной Азии.

Bellemerea diamarta (Ach.) Haffelner et Roux, 1984, Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouv. sér., 15: 127—141. (=*Lecanora diamarta* (Ach.) Vain., *Aspicilia diamarta* (Ach.) Boistel, *Lecanora cinereorufescens* (Ach.) Hepp var. *diamarta* (Ach.) Nyl.).

Довольно обычный вид, произрастает на силикатных более или менее богатых железом камнях, скальных выходах в лесном, субальпийско-подгольцовом поясах и во влажных альпийских высокогорьях как на северном, так и на южном макросклонах хр. Хамар-Дабан.

Новый вид для Сибири. В России известен с Дальнего Востока (Камчатка, Чукотка) и северо-запада европейской части. За пределами Азии ареал вида охватывает арктические районы и высокогорья Европы и Северной Америки.

Boreoplaca ultrafrigida Timdal, 1994, Mycotaxon, 51: 503—508.

В Южном Прибайкалье обнаружен авторами в высокогорных щебнистых тундрах на щебнистой почве и камнях: перевал Кашулинский, 2216 м над ур. м., 21 VII 1997; голец Сохор, 2316 м над ур. м., 27 VII 1997; в подгольцовом поясе на южном макросклоне в верховьях р. Улан-Бай на щебне среди разреженных зарослей кедрового стланика, 1650 м над ур. м., 16 VII 1995; на Хамбинском хребте (южный Хамар-Дабан), склоны юго-восточной экспозиции, 950—1100 м над ур. м., лиственничный лес, на щебнистой почве и валунах среди гранитных останцов, 31 VII 1993 (из сборов, любезно предоставленных нам М. П. Журбенко).

Редкий вид, недавно описанный из северо-востока Якутии (Оймяконский р-н, долина р. Индигирки, окрестности пос. Усть-Нера), где собран в гольцовых тундрах и разреженных подгольцовых лиственничных лесах (Timdal, 1994). По сообщению Журбенко, данный вид им был встречен также в горах Сихотэ-Алиня (см. рисунок).

Fuscidea austera (Nyl.) P. James, 1980, Lichenol. 12: 1—115 (=*Lecanora austera* Nyl., *Fuscidea taeniarum* (Malme) V. Wirth et Vězda, *F. aggregata* (Flot.) V. Wirth et Vězda, *F. aggregatilis* (Grumm.) V. Wirth et Vězda).

Обнаружен несколько раз на силикатных камнях и валунах в высокогорных щебнистых тундрах, зарослях кедрового стланика (окрестности Осиновского гольца, 1800—1900 м над ур. м.), 18 VIII 1997; изредка по берегам рек в лесном поясе (долина р. Переёмная), 800 м над ур. м., 11 VII 1997. Все находки сделаны на склонах Хамар-Дабана, обращенных к оз. Байкал.

Новый вид для России. Первая находка в Азии. Европейский горный влаголюбивый вид с океаническими тенденциями распространения (Wirth, 1995). Встречается в горах Шотландии, Южной Скандинавии, Центральной Европы (The lichen..., 1992).

Fuscopannaria ahlneri (P. M. Jørg.) P. M. Jørg. 1994, J. Hattori Bot. Lab., 76: 197—206 (=*Pannaria ahlneri* P. M. Jørg.).

Южный макросклон, среднее течение р. Абидуй, смешанный кедрово-березово-осиновый лес, на влажных замшелых валунах и скалах, 22 VII 1997.

Первая находка в Сибири. Влаголюбивый океанический вид, произрастающий в долинных горных лесах Южной Скандинавии, на восточном и западном побережьях Северной Америки; в Азии известен из Японии и Южного Приморья (Jørgensen, 1978).

Ionaspis odora (Ach.) Th. Fr. 1871, Lichenogr. Scand. 1: 273 (=*Ionaspis odora* (Ach.) Stein, *I. suaveolens* (Fr.) Th. Fr.).

Собран дважды на силикатном каменистом субстрате, содержащем железо, во влажных альпийских высокогорьях: верховья Кашулинского ключа (приток р. Переёмная), 2000 м над ур. м., 21 VII 1997.

Новый вид для Сибири. Редкий горно-арктический вид, в пределах Азии известен с Тайваня и Чукотки. Распространен в горных и арктических районах Европы и Северной Америки.

Lecidea silacea (Ach.) Ach. 1803, Method. Lich.: 48.

Северный макросклон, р. Осиновка Мишихинская, ключ Чумовой, северный кар под Осиновским гольцом (1700 м над ур. м.), на силикатных породах с содержанием железа, 26 VII 1993. За пределами заповедника был обнаружен в долине р. Хара-Мурин (Иркутская обл.), где произрастал вместе с *Acarospora sinopica*, 2 VII 1997.

Редкий в Сибири вид, известен в горах Южной Сибири с Алтая (Седельникова, 1990). В пределах Азии отмечен на Чукотке и в Гималаях (Hertel, 1977). Биполярный арктоальпийский вид в северном полушарии и субантарктический — в южном.

Placynthium flabellosum (Tuck.) Zahlbr. 1925, Catalogus, 3: 227.

На заливаемых водой гладких силикатных валунах в долине р. Рассоха (левый приток р. Переёмная), 12 VII 1997.

Новый вид для России. Первая находка в Азии. Редкий горно-океанический вид, обитающий по берегам чистых горных рек и озер в Западной Европе и Северной Америке.

Porpidia ochrolemma (Vain.) Brodo et R. Sant. 1995, Mycotaxon, 52: 45 (=*Hymenelia ochrolemma* (Vain.) Gowan et Ahti, *Aspicilia ochrolemma* (Vain.) Hue, *Porpidia pseudomelinodes* Schwab).

Вид довольно часто встречается в лесном и подгольцовом поясах на северном и южном макросклонах. Обычно обитает на небольших валунах и скалах, полупогруженных в воду, и у воды в зоне брызг по долинам рек Переёмная, Выдриная, Нижняя Хандагайта, Улан-Бай.

В России известен из Карелии. Новый вид для Азии. Основной ареал этого гигрофильного вида охватывает горы Северной и Центральной Европы. В Северной Америке встречается на атлантическом и тихоокеанском побережьях.

Rhizocarpon ridescens (Nyl.) Zahlbr. 1927, Catalogus, 4: 391.

На силикатных камнях, более или менее богатых железом, в зарослях душекии и кедрового стланика, в котловине Чёрного озера (около 1000 м над ур. м.), долина р. Переёмная, 11 VII 1996.

Новый вид для России и Азии. Редкий соредиозный вид ризокарпона встречается в горах южной Норвегии и Центральной Европы.

Ropalospora lugubris (Sommerf.) Poelt, 1981, Mitt. Bot. München, 17: 546—547 (= *Fuscidea lugubris* (Sommerf.) P. James et Purvis, *Bacidia lugubris* (Sommerf.) Zahlbr., *Bilimbia lugubris* (Sommerf.) Th. Fr.).

Основные находки — на силикатных валунах в высокогорных щебнистых тундрах. Северный макросклон, р. Осиновка Мишихинская, ключ Чумовой, северный кар под Осиновским гольцом (1700 м), на силикатных породах, 18 VII 1997.

Первая находка в горах Южной Сибири. Редкий высокогорно-арктический вид. В Азии известен только из Арктики. В северном полушарии рассеянно встречается в арктических районах и в горах Северной и Центральной Европы, Северной Америки. В южном полушарии известен из Южной Африки.

Trapeliopsis subconcolor (Anzi) Hertel, 1981, Herzogia 5: 462 (= *Trapelia subconcolor* (Anzi) Hertel).

Этот вид обнаружен на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан, в одной из самых влажных частей Южного Прибайкалья (среднемноголетнее количество осадков достигает более 1000 мм в год). Произрастает на влажных силикатных валунах в среднем течении р. Подосиновка, 650—700 м над ур. м., 4 VII 1996.

Новый вид для России. Очень редкий горно-океанический вид с дизъюнктивным ареалом. В Азии известен только из юго-восточной части Гималайских гор (Непал, Бирма, Сикким) и с о-ва Тайвань (Hertel, 1977). Встречается в Европе (Южные Альпы — Италия) и Южной Америке (Северные Анды — Колумбия, Венесуэла) (Hertel, 1971).

Поскольку в отечественной литературе описание вида отсутствует, приводим его диагноз согласно H. Hertel (1977).

Таллом тонко накипной, трещиноватый, ареолированный до бородавчато-ареолированного, или ареолы полушаровидные, беловатый до светло-серого и бледно-охристого, с изидиоподобными выростами. Эти изидиоподобные выросты окрашены темнее, чем таллом. Подслоевище незаметное.

Апотеции многочисленные, сидячие, одиночные, с сильно зауженным основанием, до 3.5 мм в диам. Диск от светло- до красно-коричневого, с утолщенным, темно-коричневым, с возрастом часто волнистым, изогнутым краем. Эпитеций охристо-желтый, 15—25 мкм выс.; гимений бесцветный, 50—100 мкм выс.; гипотеций от светло-охристого до коричневатого, 45—80 мкм выс.; эксципул бесцветный. Парафизы до 2 мкм толщ., вверху не утолщенные, слабо анастомозирующие. Сумки удлиненно булавовидные, 50—105 × 7—14 мкм. Споры эллипсоидные до каплевидных, 8.5—16 × 4—6.5 мкм.

Таллом от K слегка желтеет или не изменяется, край эксципула от K желтеет, от Pd становится оранжевым, от C не изменяется, но иногда эпитеций от C краснеет, сердцевина от J не изменяется.

Обычно обитает на силикатных породах в условиях избыточного увлажнения в горах и океанических районах.

Определенный интерес представляют находки 5 видов: *Acarospora sinopica*, *Bellemerea diamarta*, *Ionaspis odora*, *Lecidea silacea*, *Rhizocarpon ridescens*, связанные с субстратами, более или менее богатыми железом; к ним можно добавить еще вид *Tremolecia atrata*, встречающийся на Хамар-Дабане на подобных субстратах. По данным V. Wirth (1995), перечисленные виды образуют сообщество лишайников Acarosporetalia sinopicae Wirth, распространение которых связанно с железосодержащими породами. По поясно-зональной приуроченности это в основном высокогорно-арктические виды, лишь *Acarospora sinopica*, на наш взгляд, скорее горный, а *Rhizocarpon ridescens* — высокогорный. Значительные дизъюнкции в распространении указанных видов связаны несомненно с отсутствием жизненно необходимых субстратов. Поскольку трудно предположить существование когда-либо сплошных выходов железосодержащих пород в пределах ареалов данных видов, остается допускать, что единственный путь распространения по крайней мере железозависимых видов связан с дальними переносами спор. В то же время малое число таких субстратозависимых видов говорит о том, что подобный путь распространения — явление достаточно редкое.

Из 13 приведенных видов лишь 2 (*Acrocordia subglobosa* и *Boreoplaca ultrafrigida*) связаны с сухими экотопами; находки остальных 11 видов приурочены к более или менее влажным и избыточно влажным местообитаниям. Такое обилие влаголюбивых видов объясняется климатическими особенностями Южного Прибайкалья, известного в Сибири как один из наиболее влажных и дождливых районов.

Авторы признательны сотрудникам Отдела лихенологии и бриологии БИН РАН за помощь в работе с коллекцией лишайников, в частности И. И. Макаровой за помощь при составлении диагноза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 175 с.

Hertel H. Über holarktische Krustenflechten aus den venezuelanischen Anden // Willdenowia. 1971. Bd 6. S. 225—272.

Hertel H. Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* (*Lichenes*) aus Zentral-, Ost-, und Sudasien // Khumbu Himal. 1977. Bd 6. N 3. S. 349—350.

Jørgensen P. M. The lichen family *Pannariaceae* in Europe // Opera Bot. 1978. N 45. P. 1—123.

Nowak J., Tobolewski Z. Porosty Polskie. Warszawa, Krakow, 1975. 1177 p.

The lichen flora of Great Britain and Ireland / Ed. by Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. London, 1992. 710 p.

Timdal E. Boreoplaca ultrafrigida, a new lichen genus and species from continental Siberia // Mycotaxon. 1994. Vol. 51. P. 503—508.

Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart, 1995. Teil 1. 527 p.

Байкальский биосферный заповедник
пос. Танхой

Получено 15 IX 1998

УДК 581.9 (571.642 + 571.645):582.29

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© А. А. Добрыш

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА *RHIZOCARPON* (*RHIZOCARPACEAE, LICHENES*) С ОСТРОВОВ ИТУРУП (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА) И САХАЛИН

A. A. DOBRYSH. NEW AND RARE SPECIES OF THE GENUS *RHIZOCARPON* (*RHIZOCARPACEAE, LICHENES*) FROM ITURUP (KURILES) AND SAKHALIN

Приведены 10 новых для островов Сахалин и Итуруп видов рода *Rhizocarpon*. Один вид — *Rhizocarpon leptolepsis* — новый для флоры России.

Ключевые слова: род *Rhizocarpon*, Сахалин, Курильские о-ва, описание.

В 1996 г. автором в составе лихенологической экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН были обследованы центральная (Восточно-Сахалинский хребет — Поронайский заповедник) и южная (Сусунайский хребет — пик Чехова, гора Большевик и гора Юноны) части о-ва Сахалин, а также о-в Итуруп (окрестности вулкана Барановского, пос. Курильск, оз. Лесозаводское и вулкана Ассаппури). Изучение собранной коллекции эпилитных лишайников позволило нам выделить 10 видов рода *Rhizocarpon*, ранее не отмеченных для этого региона, из них один вид — *Rhizocarpon leptolepsis* — оказался новым для флоры России. Все указанные ниже образцы были собраны автором.

Rhizocarpon badioatrum (Floerke ex Spreng.) Th. Fr. О-в Итуруп, у горячего источника в подножье вулкана Барановского, 6 X 1996.

R. copelandii (Koerb.) Th. Fr. О-в Сахалин, горная тундра на пике Чехова на высоте 800 м над ур. м., 11 X 1996.

R. eupetraeoides (Nyl.) Blomb. et Forsell. О-в Сахалин, горная тундра на пике Чехова на высоте 800 м над ур. м., 11 X 1996.

R. eupetraeum (Nyl.) Arnold. О-в Итуруп, на валуне у дороги к вулкану Барановского, 6 X 1996.

R. geographicum (L.) DC. О-в Итуруп, на валуне у дороги к вулкану Барановского, 6 X 1996; о-в Сахалин, горная тундра на пике Чехова на высоте 800 м над ур. м., 11 X 1996; там же, вершина пика, 1054 м над ур. м., 11 X 1996.

R. inarense (Vain.) Vain. О-в Сахалин, горная тундра на горе Юноны, 13 X 1996.

R. lavatum (Fr.) Hazsl. О-в Сахалин, Поронайский заповедник, на валуне около моста через р. Нерпичья, 22 IX 1996.

R. lecanorinum Anders. О-в Сахалин, горная тундра на горе Юноны, 13 X 1996; о-в Итуруп, на валуне у дороги к вулкану Барановского, 6 X 1996.

R. leptolepsis Anzi. О-в Итуруп, на камнях вблизи горячего серного источника у подножия вулкана Барановского, 6 X 1996. Новый для флоры России вид. В связи с отсутствием в русскоязычной литературе диагноза данного вида мы считаем уместным привести описание.

Слоевище от коричневого до коричневато-красного цвета, 1—10 см в диам., ареолы, как правило, слабочешуйчатые, по краю со слегка беловатым налетом, 0.3—0.6 мм в диам., округлые, развиваются на черном, хорошо развитом подслоевище. Апотеции черного цвета, одиночные или группами, гладкие со слаборазвитым собственным краем. Эксципул от коричнево- до углисто-черного цвета; гипотеций красновато-коричневый неотчетливый; гимений бесцветный, 100—150 мкм выс.; эпитеций коричневый, черно-коричневый или зеленовато-коричневый; парафизы сильно ветвящиеся в верхней части; сумки булавовидной формы, 90—110 × 30—40 мкм, с толстой хорошо заметной второй оболочкой. Споры многоклеточные, со слизистой оболочкой, как правило, по 8 в сумке, реже отдельные сумки с 4 спорами или с другим количеством, вначале бесцветные, затем от зеленовато- до темно-коричневых, 25—37 × 11—18 мкм.

Эпитеций с KOH не реагирует, кора от иода слабо синеет или не реагирует.

Распространение: Центр., Сев. (Скандинавия) Европа; Южная Америка (Венесуэла).

Данный вид относится к весьма слабоизученной и редкой группе видов, имеющих коричневое чешуйчатое слоевище и многоклеточные споры. От *R. arctogenum* Gelting отличается наличием 8 спор в сумке и меньшими их размерами, а также географическим распространением (*R. arctogenum* известен пока только из Гренландии), от *R. bolanderi* (Tuck.) Herre — другим типом слоевища, а также размером и количеством спор.

R. viridiatrum (Wulf.) Koerb. О-в Сахалин, Сусунайский хребет, горная тундра на пике Чехова на высоте 900 м над ур. м., 11 X 1996.

Определенная коллекция хранится в гербарии отдела лихенологии и бриологии БИН РАН (LE).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-48207 «Определитель лишайников России»).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: dobrysh@AD2585spb.edu

Получено 28 IV 1998

SUMMARY

The 10 new lichen species of the genus *Rhizocarpon* for Sakhalin and Iturup Islands (Far East of Russia) are listed. One of them, *R. leptolepsis* is new for the Russian flora.

УДК 581.9 (47) : 582.683.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© В. И. Дорофеев

НОВЫЕ НАХОДКИ КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*BRASSICACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. DOROFEEV. NEW RECORDS OF THE *BRASSICACEAE* OF EUROPEAN RUSSIA

Приведены сведения о местонахождениях 13 видов крестоцветных, из которых 3 вида указаны впервые для европейской части России (*Erophila krockeri*, *Lepidium pumilum* и *Thlaspi cochleariforme*). Для Нижнего Дона кроме уже перечисленных впервые указываются *Diplotaxis tenuifolia*, *Iberis amara*, *Myagrum perfoliatum*, *Rorippa armoracioides* и *R. vallicola*.

Ключевые слова: крестоцветные, флора, Европейская Россия, систематика, адвентивные, рудеральные, заносные виды.

В статье подведены предварительные итоги изучения крестоцветных в гербариях Ростовского государственного университета (кафедра ботаники и Ботанический сад) и Главного ботанического сада РАН, а также собственных полевых исследований флоры Полярного Урала и Ростовской обл., которые показывают пока очень богатые возможности по пополнению флоры Европейской России новыми видами из семейства крестоцветных.

Указываются впервые для Европейской России

Erophila krockeri Andrz. Самый длинноплодный вид в роде. Плод *E. krockeri* — стручок с островатыми основанием и верхушкой. Очень редко встречаются переходные формы со скругленными основанием и вершиной стручка, которые ближе стоят к *E. verna*. Остальные виды рода имеют плод — стручочек.

Ростовская обл.: Усть-Донецкий р-н (нижняя супесчаная часть склона коренного берега долины Дона между ст. Раздорской и хут. Каныжным, 22 IV 1993, В. Федяева; окр. ст. Раздорская, Генералова балка, 22 IV 1993, Буркина, Шишлова) (RV).

Lepidium pumilum Boiss. Приводится самая северо-восточная точка распространения вида, расширяющая его ареал. Ранее указывался в пределах бывшего СССР только для Южной Украины (Причерноморский флористический район и Крым). Можно предположить, что *L. pumilum* произрастает недалеко от водной системы Маныча, поскольку является галофитом. Необходима подтверждающая проверка указанного местонахождения.

Ростовская обл.: Сальский р-н, конный завод им. Фрунзе, балка Кужная, 13 VI 1951, Колесникова (RV).

Thlaspi cochleariforme DC. В местах находок представлен достаточно хорошо на очень своеобразном субстрате, сложенном гипербазитами. Вероятно, является фитоиндикатором данного типа слагающих пород. На Урале упоминается несколько ранее, но значительно южнее и на азиатском макросклоне.

Коми Республика, Полярный Урал, озеро Верхняя Хойла, гипербазитовый массив, сложенный перидотитами, склоны юго-восточной экспозиции, травянисто-кустарничковая тундра, 65° 50′ в. д., 66° 37′ с. ш., 26 VII 1996, № 270, В. Дорофеев (LE); южный берег озера, веер выноса, зеленомошно-разнотравная тундра, 31 VII 1996, № 373, В. Дорофеев (LE).

Новые данные по распространению некоторых видов в южной части Европейской России

Diplotaxis tenuifolia (L.) DC. Новый для Нижнего Дона вид достаточно хорошо представлен в гербариях Ростовского государственного университета (РГУ). Отличается от прочих видов рода, встречающихся во флоре России, наличием гинофора на завязи, который хорошо выражен более тонким участком цветоложа между его узловатой частью, где крепятся околоцветник и андроцей, и самим плодом. Ранее указывался для Днепровского, Молдавского и Причерноморского флористических районов и Крыма (Васильченко, 1939; Котов, 1979; Флеров, 1984). Как заносный вид отмечался во флоре средней полосы России (Московская, Калужская, Брянская и Белгородская области). Заносится и севернее.

Ростовская обл. Белокалитвенский р-н: пос. Шолоховский, 3 VI 1991, И. Ломова; Неклиновский р-н: ст. Морской Чулек, 15 IX 1989, Г. Атаян; Балицкая коса, побережье Таганрогского залива, 4 VI 1990, № 11, В. Федяева, Л. Рогаль; с. Золотарево, 6 VII 1992, № 997, А. Кужиль. Ростов-на-Дону: Ботанический сад, 4 X 1989; Ростов товарный, 29 IX 1994, № 90, Д. Вахненко. Г. Таганрог, 17 VII 1994, № 397, Ю. Соколова.

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schulz. Вид указывался для Шолоховского р-на (Дорофеев и др., 1994) и собирался по правому берегу Дона нами позже, в 1995 г. Гербарные коллекции РГУ показывают, что данный вид произрастает в этих районах достаточно давно. По наблюдаемым нами популяциям, приуроченным к незадернованной заливной речной полосе, можно отметить, что растения вполне успешно проходят все фазы развития и одновременно представлены как в вегетирующем, так и в цветущем и плодоносящем состояниях. В средней полосе Европейской России вид известен для Тверской, Московской, Владимирской, Калужской, Тульской, Брянской, Липецкой, Белгородской, Воронежской областей и для Татарстана.

Ростовская обл. Верхнедонской р-н: берег р. Дон, хут. Рыбинский, 12 X 1965, Е. Абрамова; близ хут. Демидовского, берег Дона, 24 VIII 1948, № 442, Е. Кравцов; Мигулинский р-н: западнее ст. Мигулинской, окр. хут. Стоги, 23 VII 1987, № 28, В. Федяева, Л. Рогаль; Шолоховский р-н: меловые обнажения правого берега Дона, хут. Меркуловский, 3 VII 1991, № 12, В. Федяева; между хуторами Меркуловский и Ольшанский, 21 VII 1987, № 486, В. Федяева, Л. Рогаль; окр. хут. Белогорка, берег Дона, 19 VII 1987, № 481, они же; станица Вешенская, хут. Меркулов, правый берег р. Дон, меловые склоны, 20 VII 1987, Шмараева (RV).

Iberis umbellata L. Занесен из мест его выращивания. Ранее отмечался для Воронежской обл. в качестве также занесенного из культуры вида.

Волгоградская обл. Подтелковский р-н, ст. Слащевская, сорное, 15 VII 1989, В. Бочкин, М. Полонская, Г. Клинкова (МНА).

Lepidium densiflorum Schrad. В Ростове-на-Дону был обнаружен мною недалеко от ж.-д. вокзала по откосам ж.-д. полотна. Наблюдаемые экземпляры позволяют утверждать, что данный вид продержится в данном месте значительное время. Достаточно давно превратился в широко распространенное (иногда замещающее *L. ruderale*) придорожное растение средней полосы Европейской России. Известен для Тверской, Ярославской, Костромской, Московской, Владимирской, Калужской, Нижегородской, Тульской, Рязанской, Брянской, Ульяновской, Липецкой, Пензенской, Белгородской, Воронежской областей и Мордовии. Отмечался также и в других районах Европейской России.

Башкирия: Учалинский р-н.

Волгоградская обл. Районы Алексеевский, Подтелковский, Серафимовский, Суворинский, Урюпинский: 6 км юго-восточнее пос. Большинский, 14 VI 1968, Г. Степнин (RV).

Ростовская обл. Г. Новочеркасск: ст. Бирючекутская, пос. Хотунок, 18 VII 1989, № 168, И. Смирницкая; Ростов-на-Дону: ст. Ростов-Товарная, 8 VI 1994, № 95, Д. Вахненко; пригородный ж.-д. вокзал, бетонные откосы, 24 V 1996, В. Дорофеев; г. Шахты, 27 VII 1989, М. Жукова (RV). Данный вид нами отмечался для Шолоховского района (Дорофеев и др., 1994).

Самарская обл.: г. Тольятти.

Lepidium meyeri Claus. Не совсем понятно, почему ареал этого вида был представлен в сокращенном виде во «Флоре европейской части СССР» (Котов, 1979), в то время как Н. А. Буш (1939) и В. А. Флеров (1984) указывают этот вид для Нижнего Дона. Привожу имеющийся в RV материал для подтверждения его более широкого распространения.

Ростовская обл. Верхнедонской р-н: выше хут. Меркулова, 31 V 1965, Г. Зозулин, В. Селедец; Миллеровский р-н: между хут. Волошино и хут. Рогалик, р. Полная, 23 VII 1966, Т. Абрамова; хут. Рогалик, 11 X 1965, Т. Абрамова; Шолоховский р-н: меловые обнажения на правом берегу р. Дон, между хут. Затонским и хут. Меркуловским, 1 VI 1965, О. Дударева.

Lepidium pinnatifidum Ledeb. Ранее приводился с более компактным ареалом, сосредоточенным главным образом в низовьях Волги (Астраханская и Волгоградская области). Вероятно, ареал вида более значителен, но флористы собирают его не очень охотно, поскольку его сильное сходство с очень обычным *L. ruderale* L. часто вводит в заблуждение исследователей. Тем не менее Н. Н. Цвелев в 1997 г. по старым сборам, хранящимся в LECB, обнаружил его в черте Санкт-Петербурга (личное сообщение). Напомню, что самым надежным признаком данного вида являются опушенные простыми волосками плоды и плодоножки.

Калмыкия: к востоку от с. Колхуты, вдоль шоссе Элиста—Астрахань, пески Давена, 12 V 1994, 46° 17′ с. ш., 46° 41′ в. д., Е. Майоров, И. Шанцер (MHA).

Matthiola bicornis (Sibth. et Sm.) DC. Уже отмечалось (Дорофеев, 1992; Дорофеев и др., 1994), что этот вид расселяется главным образом благодаря человеку, так как является в ряде районов традиционным декоративным растением. Приведенные находки в данном плане не являются исключением. *M. bicornis* в этих широтах вполне успешно проходит все стадии развития вплоть до образования семян, в связи с чем можно предположить, что он значительно более широко представлен в Ростовской обл. и не только в ней.

Ростовская обл. Неклиновский р-н, 2 км южнее с. Троицкое, обочина дороги, 30 VII 1986, № 57, Умнова (RV); Область Войска Донского, Ростов-на-Дону, Федоровский монастырь, 1918 (RV); Шолоховский р-н (Дорофеев и др., 1994).

Myagrum perfoliatum L. Для юга европейской части России не приводился. Расселяясь на север, осваивает нарушенные типы местообитания. Проникает в Европейскую Россию, вероятно, из районов Предкавказья. Местонахождение формально может быть отнесено как к Европе, так и к Кавказу, поскольку находится на левом берегу Дона. Ранее отмечался на ж.-д. насыпях Москвы и Московской обл., имеются также сборы из Воронежской обл.

Ростовская обл. Ростов-на-Дону: ж.-д. ст. Заречная, на насыпи ж.-д. полотна в пределах станции, одиночно, 17 VI 1994, № 170, Д. Вахненко (RV).

Rorippa armoracioides (Tausch) Fuss. Часто путают этот вид с *R. anceps* (Wahlenb.) Reichenb., хотя он имеет более длинные плоды и значительно более цельные листья.

Ростовская обл. Азовский р-н: г. Азов, 17 VI 1993, Т. Лопатник; дельта Дона, о-в Перебойный, 3 VI 1987, Демина; дельта Дона, городище, 30 V 1990, Т. Буркина; Мясниковский р-н: Ростов—Таганрог, хут. Недвиговка, Мертвый Донец, 8 VI 1940, А. Богдан; хут. Недвиговка, берег Мертвого Донца, заливной луг, 27 V 1983, Т. Буркина (RV). Для ст. Вешенская Шолоховского р-на данный вид ранее приводился (Дорофеев и др., 1994).

Rorippa vallicola V. I. Dorof. (Дорофеев, 1998). Обнаружен на мелководьях левобережья Дона, среди прибрежных зарослей ситника и манника. Данный вид не так часто отмечается для юга Европейской России, однако это не показатель того, что он очень редок. Скорее, его не замечают. Например, гербарный материал MW показал, что он достаточно часто встречается во флоре средней полосы Европейской России в Московской, Владимирской, Калужской, Рязанской, Липецкой, Орловской, Ульяновской, Пензенской, Воронежской областях и Мордовии по берегам рек, суходольным и пойменным лугам, иногда вдоль дорог.

Ростовская обл., Азовский р-н, окрестности г. Азов, травянистый край песчаной дороги возле Дона, 26 V 1996, В. Дорофеев (LE).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-48316).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. Род 662. Клоповник — *Lepidium* L. // Флора СССР. М., Л., 1939. Т. 8. С. 501—524.

Васильченко И. Т. Род 648. Двурядка — *Diplotaxis* DC. // Там же. 1939. С. 456—459.

Дорофеев В. И. Новые находки представителей семейства *Brassicaceae* на территории европейской части России и Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 10. С. 85—87.

Дорофеев В. И. Род *Rorippa* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 98—106.

Дорофеев В. И., Ганнибал Б. К., Ветрина Е. В. Дополнение к флоре Нижнего Дона // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 90—93.

Котов М. И. Сем. 66. *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss.) — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 30—148.

Флеров В. А. Сем. 45. *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss.) — Крестоцветные // Флора Нижнего Дона (определитель). Часть 1 / Под ред. Г. М. Зозулина, В. В. Федяевой. Ростов-н/Д. 1984. С. 117—141.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 VIII 1997

УДК 581.9 (470.45) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© Е. В. Мавродиев, В. А. Сагалаев, Д. Е. Матвеев

К ФЛОРЕ ВОЛГОГРАДА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

E. V. MAVRODIEV, V. A. SAGALAEV, D. E. MATVEEV. ON THE LOCAL FLORA OF VOLGOGRAD AND ITS ENVIRONS

Приведены сведения о 30 видах из состава локальной флоры окрестностей г. Волгограда. 17 видов являются новыми для флоры Волгоградской обл.

Ключевые слова: флора, Волгоградская обл.

На протяжении ряда лет авторы проводили флористические исследования территории Волгоградской городской агломерации и ее окрестностей. При этом удалось обнаружить целый ряд видов или новых для региона, или представляющих тот или иной ботанический интерес. Большинство из них являются адвентивным элементом флоры и регистрируются в ее составе с недавних пор. Ниже публикуются некоторые из наиболее любопытных находок. Звездочкой помечены виды, новые для флоры Волгоградской обл.

Amaranthus caudatus L. Г. Волжский, сорное на пустыре, 25 VI 1997, О. Мартенс. Разводится в качестве декоративного растения и иногда дичает.

Artemisia annua L. Ранее указывался для Волгоградской обл. (Цвелев, 1964). Нами впервые найден у ж.-д. ст. «Судоверфь» Красноармейского р-на г. Волгограда осенью 1994 г. Недавно находку удалось подтвердить — вид собран вдоль ж.-д. путей близ станции «Лесобаза» Красноармейского р-на, 6 IX 1997, А. Сухоруков, В. Сагалаев, Е. Мавродиев.

**A. sieversiana* Willd. На запасных путях ж.-д. ст. Волгоград-I, 12 V 1990 (вегет.), 13 VII 1990 (цв.), В. Сагалаев; вдоль ж.-д. насыпи у южного склона Мамаева кургана, 22 VI 1990, он же; близ ж.-д. ст. «Судоверфь» Красноармейского р-на г. Волгограда, 20 VIII 1996, Е. Мавродиев; ж.-д. полотно близ ж.-д. ст. «Разгуляевка» Городищенского р-на г. Волгограда, 16 VIII 1996 (цв.), Д. Матвеев. В окрестностях г. Волгограда эта полынь — почти всегда сорняк вдоль железных дорог, а в северных районах области вид отмечен как в аналогичных местах, так и на рудеральных местообитаниях: вдоль заборов в с. Белые Пруды Даниловского р-на, 16 VI 1991, В. Сагалаев; на пустыре в г. Урюпинске, 2 X 1992, он же; на запасных ж.-д. путях на ст. Себряково, обильно, 22 VII 1997, Д. Матвеев; ж.-д. полотно на ст. Филоново (Новоаннинский), обильно, 22 VII 1997, он же; близ ст. Алексиково, ж.-д. насыпь, 24 VII 1997, он же; на ж.-д. путях ст. Рудня, 26 VII 1997, он же; ж.-д. ст. Петров Вал, 3 VIII 1997, он же. Можно констатировать, что этот вид вполне натурализовался в области.

**A. dubia* Wall. (*A. umbrosa* (Bess.) Pamp.). Вдоль ж.-д. насыпи близ ст. «Завод им. Кирова» Кировского р-на г. Волгограда, 20 VIII 1996, Е. Мавродиев. Единственная крупная популяция этого вида обнаружена в понижении между двумя насыпями. Вид хорошо отличается от теневых форм *A. vulgaris* L. (с которым часто смешивается из-за несовершенства определительных ключей) прежде всего наличием длинных корневищ; степень рассечения стеблевых листьев не имеет существенного таксономического значения для разграничения этих видов. С. Л. Мосякин (1992) считает приоритетным для этого вида название *A. codonocephala* Diels.

Centaurea orientalis L. Вдоль ж.-д. полотна близ ст. «Завод им. Ермана» Кировского р-на г. Волгограда, 2 VII 1997, Е. Мавродиев. Несомненный занос: в естественных местообитаниях *C. orientalis* встречается в регионе гораздо западнее, восточная граница его природного ареала проходит по правобережью Хопра (Сагалаев, 1989).

**Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. Одичавшие экземпляры наблюдаются с 1982 г., встречаясь обычно вдоль железных дорог. В Волго-Ахтубинской пойме представители вида размножаются семенами и в самое последнее время активно внедряются в существующие лесные и опушечные ценозы.

**Clematis serratifolia* Rehd. Крупная заросль вдоль ж.-д. полотна у ст. «Судоверфь» Красноармейского р-на г. Волгограда, 19 VII 1995 (вегет.), В. Сагалаев, Е. Мавродиев, Д. Матвеев. Занос, источник которого — дендрарий Красноармейского р-на, где этот дальневосточный вид давно культивируется.

**Echinochloa caudata* Roshev. Песчаный речной аллювий Волги по берегу о-ва Крит напротив Мамаева кургана, 12 IX 1993 (пл.), В. Сагалаев; сходное местообитание близ пристани Тумак Среднеахтубинского р-на, 13 VIII 1997, Е. Мавродиев. Новость для флоры региона: до сих пор этот вид в северной части Волго-Ахтубинской поймы никем не отмечался. По-видимому, недавний занос. При внимательном просмотре природных популяций *E. caudata* и близкого рудерального *E. crusgalli* (L.) Beauv. изредка можно встретить переходные формы. Поэтому, может быть, и следует рассматривать этот таксон в ранге подвида *E. crusgalli* (L.) Beauv. subsp. *caudata* (Roshev.) Tzvel. (Цвелев, 1976, 1988), но и гибридное происхождение промежуточных форм исключить также нельзя.

Euphorbia latifolia C. A. Mey. (*E. borodinii* Sambuk). Волго-Ахтубинская пойма, луг низкого уровня в окрестностях пристани Тумак Среднеахтубинского р-на, 16 VII 1997, Е. Мавродиев. Отличия этого вида от *E. borodinii* для нас остались не ясны. *E. latifolia* известен в окрестностях Сарепты еще со времен К. Клауса (1852) и А. Беккера (Becker, 1858), но в последнее время коллекторами здесь не отмечался. Как показывают наши наблюдения, этот вид здесь совсем не редок, равно как и на лугах всей северной части Волго-Ахтубинской поймы.

**E. marginata* Pursh. Сорное вдоль дороги на северной окраине г. Волжского, 16 VII 1989, В. Сагалаев. Культивируется и изредка дичает.

**E. nutans* Lag. Сырой берег ерика на о-ве Сарпинском напротив ж.-д. ст. им. Руднева, 10 VIII 1995, Е. Мавродиев. До недавнего времени был известен только из Абхазии (Проханов, 1949). В качестве заносного зафиксирован в Липецкой обл. (Гельтман, 1996).

Hordeum bogdanii Wilensky. Отмечен в ряде районов г. Волгограда: солонцеватый луг у подножия Ергеней близ ж.-д. ст. Сарепты Красноармейского р-на, 30 VI 1989, В. Сагалаев; здесь же, у зарослей тростника, 26 VIII 1992, В. Бочкин, Д. Третьяков, В. Сагалаев, В. Еглик; сходное местообитание близ ж.-д. ст. им. Руднева Кировского р-на, 14 VI 1991, В. Сагалаев; устье р. Царицы в Центральном р-не, 23 VIII 1992, он же. Прежде указывался лишь для окрестностей Сарепты (Рожевиц, 1928). В связи с процессами урбанизации территории и поднятием грунтовых вод в пределах Волгоградской городской агломерации этот прежде редкий вид становится все более обычным в городской черте и заселяет местообитания с близким залеганием грунтовых, часто солонцеватых, вод по склонам балок, вдоль транспортных магистралей.

H. jubatum L. Впервые этот адвентивный ячмень был собран в Волгограде Н. Г. Володиной и В. В. Макаровым (1982). Позднее вид неоднократно наблюдался нами в различных районах г. Волгограда (Красноармейском, Кировском, Краснооктябрьском), г. Волжского и области (Светлоярский и Среднеахтубинский районы). Характерные местообитания — нарушенные солончаковые и солонцеватые луга и придорожные кюветы. Часто встречается на орошаемых полях в посевах люцерны и вдоль арыков.

Juglans regia L. В одичавшем состоянии наблюдается с 1993 г. Первые находки 2—3-летних сеянцев были сделаны в дубравах Волго-Ахтубинской поймы (окрестности пос. Тумак и г. Краснослободск Среднеахтубинского р-на). В дальнейшем молодые сеянцы находили и по рудеральным местообитаниям поймы, а также по песчаным и кальценосным участкам на Ергенях в районе ж.-д. ст. Красноармейск, где, впрочем, они пока не перезимовывают. В последние десятилетия грецкий орех был введен в культуру и стал в Волгограде весьма популярным садовым растением. Зрелые орехи охотно поедаются воронами, которые и разносят их за пределы садов.

Lepidium densiflorum Schrad. Весьма обыкновенный сорняк в северных и северо-западных районах области, к югу и юго-востоку делается все более редким и уже в Волгограде встречается исключительно как заносный вид преимущественно на рудеральных местообитаниях. Собран во многих районах города.

**Melilotus polonicus* (L.) Pall. (*M. caspius* Grun.). На песчаных откосах ж.-д. насыпи у ст. Железнодорожная Красноармейского р-на г. Волгограда, 5 IX 1997, А. Сухоруков (MW). Находка публикуется с любезного разрешения автора. По-видимому, совсем недавний занос. Естественный ареал этого вида на Нижней Волге приурочен к песчаным массивам юга Калмыкии и Астраханской обл. (Федченко и др., 1931; Бобров, 1987).

**Oenothera glazioviana* Micheli. Обочина дороги близ пристани Тумак Среднеахтубинского р-на, 10 VII 1996, Е. Мавродиев. Культивируется на дачных участках в качестве декоративного и дичает. Определение собранных образцов любезно подтверждено А. К. Скворцовым.

**Papaver litwinowii* Fedde ex Bornm. Г. Волгоград, откос ж.-д. полотна Московской ветки близ Жилгородка, 8 V 1995, Д. Матвеев. Этот среднеазиатский вид относится к секции *Orthorhoeades*. Для Волгоградской обл. приводились 2 вида этой секции: *P. arenarium* Bieb. (Сагалаев, 1988б) и *P. dubium* L. (Сагалаев, 1988а), от которых *P. litwinowii* отличается меньшим опушением всех частей растения, голыми листьями и наличием небольшой ножки в основании коробочки.

**Perilla frutescens* (L.) Britt. Красноармейский р-н г. Волгограда, у здания ж.-д. вокзала «Сарепта», 19 VI 1994, В. Сагалаев. Выращивается в качестве декоративного и эфирномасличного растения и иногда дичает.

Polygonum acetosum Bieb. Вдоль ж.-д. полотна у ст. «Лесобаза» Красноармейского р-на г. Волгограда, 6 IX 1997, А. Сухоруков, В. Сагалаев, Е. Мавродиев. Прежде приводился для Сарепты (Becker, 1858), но с тех пор никем здесь не собирался.

**Portulaca grandiflora* A. Cray. Первые находки одичавших растений относятся к 1986 г. Спорадически встречается вдоль железных дорог и по берегу Волги во многих районах города, изредка в качестве сорного на дачных участках, где семена перезимовывают.

Potentilla canescens Bess. Остепненная окраина солончака у подножия Ергеней близ ж.-д. ст. «Завод им. Кирова», 22 IX 1996, 6 X 1996, В. Сагалаев; здесь же, 15 VI 1997, В. Сагалаев, Е. Мавродиев. Для окрестностей Сарепты вид указывался Беккером (Becker, 1858) как часто встречающийся. Тем не менее до последнего времени находку Беккера подтвердить не удавалось.

Rapistrum rugosum (L.) All. У ж.-д. ст. «Завод им. Кирова» Кировского р-на г. Волгограда, 5 VII 1997, Е. Мавродиев. Хотя и указывается как обычное растение для Нижнего Поволжья во «Флоре европейской части СССР» (Котов, 1979), сборы этого вида отсюда нам неизвестны. Не отмечен он и в известных сводках по флоре Сарепты К. Клауса (1852) и А. Беккера (Becker, 1858) и дополнениях к ним (Becker, 1862, 1865, 1867, 1880, 1882, 1892). В любом случае, растение у нас явно не тривиальное.

**Robinia viscosa* Vent. Данный вид уже давно культивируется в Волгограде, но тенденцию к семенному возобновлению и расселению в природные местообитания стал проявлять лишь недавно. На восточном макросклоне Ергеней над Сарептой по балкам и оврагам обнаружено несколько участков зарослей *R. viscosa* в возрасте 10—12 лет; более молодые экземпляры и проростки в изобилии встречаются вдоль железной дороги в Кировском и Красноармейском районах. Дичание этого вида зафиксировано и в северной части Волго-Ахтубинской поймы.

**Rudbeckia bicolor* Nutt. Вдоль дороги на Ергенях близ ж.-д. ст. Красноармейск, 17 VI 1997, Е. Мавродиев, В. Сагалаев. Культивируется и дичает, встречаясь преимущественно на рудеральных местообитаниях. Наблюдается в различных районах Волгограда начиная с 1994 г.

**Solidago serotinoides* A. et D. Löve. В зарослях тростника на обочине шоссе рядом с ж.-д. ст. Сарепта, 26 VIII 1996, Е. Мавродиев. Новость для флоры региона.

Вид иногда культивируется на садовых участках. В окрестностях Волгограда также можно встретить другой вид золотарника — *S. canadensis* L., который также выращивается цветоводами в открытом грунте и дичает значительно чаще, чем *S. serotinoides*.

**Tragus ramosus* (L.) All. Г. Волгоград, вдоль трамвайных путей на песчаной почве, 15 VII 1995, В. Сагалаев, в трещинах бетонных плит по склону долины р. Царицы в Центральном р-не, 26 VI 1997, В. Сагалаев. Новость для флоры области и г. Волгограда. В более южных регионах, например в Калмыкии и Астраханской обл., этот вид встречается, судя по материалам МНА и LE, нередко; приводится он и для территории Ростовской обл. (Флора Нижнего Дона, 1985).

**Typha latifolia* var. *ambiqua* Sonder (*T. intermedia* Schur). От типичных растений рогоза широколистного представители разновидности отличаются тем, что женское соцветие закладывается у них лишь на какой-то части несущего его междоузлия оси генеративного побега. Иными словами, мужское и женское соцветия всегда разделены «промежутком» — свободной от женских цветков части междоузлия, длина которой обычно не превышает 3 см (Graebner, 1900), но, по нашим наблюдениям, может достигать 7 см и более. При этом ширина пластинки листа обычно не менее 10 мм. Такие рогозы обнаружены рядом с хутором Сахарный Среднеахтубинского р-на Волгоградской обл., а также в нижних отрогах Чапурниковской балки (Светлоярский р-н Волгоградской обл.). И в первом, и во втором случаях местообитания несли следы антропогенных нарушений.

**Typha latifolia* var. *elatior* Graebner (*T. elata* Boreau). К разновидности относятся узколистные рогозы родства *T. latifolia* L. s. l., у которых женское соцветие хотя бы немного отстоит от мужского (Graebner, 1900). Растения найдены нами по окраинам зарослей *T. latifolia* в нижних отрогах Чапурниковской балки, а также по влажным солонцеватым озерам неподалеку от ж.-д. станции «Мачтозавод». Оба местообитания несли на себе заметные следы антропогенного давления. Анализ фондов MW показал, что эти рогозы нередко определяются коллекторами как *T. angustifolia* L. и реже как *T. laxmannii* Lepechin, от которых они хорошо отличаются прежде всего собранной в тетрады пыльцой. Каждая из приведенных разновидностей рогоза широколистного способна образовывать монодоминантные сообщества или группировки, но чаще встречается совместно с типичными представителями вида.

Typha laxmannii Lepechin. В последнее время отечественные ботаники обратили внимание на расширение ареала этого рогоза (Хлызова, Агафонов, 1995). Зарубежными исследователями также показано, что настоящий вид оказался одним из активных неофитов Средиземноморья и Центральной Европы, где нередко культивируется в качестве декоративного растения (Melzer, 1991). В гербарии Волгоградского педагогического университета (VOLG) есть сборы *T. laxmannii* из Клетского и Суровикинского районов области (Волгоградская обл., Клетский р-н, по берегу ручья в балке Меловая близ хут. Мелоклетского, 28 VIII 1994, В. Сагалаев, Д. Матвеев; Суровикинский р-н, берег оросительного канала в пойме р. Чир в 10 км западнее пос. Суровикино, 13 VIII 1979, М. Коблова). Но по нашим наблюдениям, вид встречается по всей территории области, являясь весьма тривиальным растением, и действительно обычно предпочитает вторичные местообитания. Иногда растения *T. laxmannii* растут непосредственно в городской черте. Так, встречена небольшая популяция на одной из заброшенных клумб в центре Красноармейского р-на города.

Цитируемые образцы переданы в гербарии LE, MW, MHA, VOLG.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-48476, 96-04-48475).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род Донник — *Melilotus* Mill. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 178—182.

Володина Н. Г., Макаров В. В. Редкие и новые виды во флоре Волгоградской области // Флора степей и полупустынь (на примере Нижнего Поволжья). Волгоград, 1982. С. 51—55.

Гельтман Д. В. Сем. *Euphorbiaceae* Juss. — Молочайные // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 256—287.

Клаус К. Флоры местные приволжских стран. СПб., 1852. 312 с.

Котов М. И. Сем. *Brassicaceae* Burnett — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Мосякин С. Л. Флористичні нотатки про адвентивні рослини м. Києва // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49. № 6. С. 36—39.

Проханов Я. И. Род Молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.

Рожевиц Р. Ю. Сем. *Gramineae* Juss. — Злаки // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Л., 1928. Вып. 2. С. 75—256.

Сагалаев В. А. К флоре степей правобережной части Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988а. Т. 93. Вып. 3. С. 104—113.

Сагалаев В. А. О некоторых новых, редких и малоизвестных видах флоры Волгоградской области. II. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988б. Т. 93. Вып. 4. С. 99—106.

Сагалаев В. А. Флора степей Среднего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 23 с.

Федченко Б. А., Базилевская Н. А., Борисова А. Г. Сем. *Leguminosae* — Бобовые // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Л., 1931. Вып. 5. С. 557—633.

Флора Нижнего Дона: Определитель. Ростов-н/Д., 1985. Ч. 2. 239 с.

Хлызова Н. Ю., Агафонов В. А. О расширении ареала рогоза Лаксмана в Центральном Черноземье // Флора Центральной России: Матер. Рос. конф. (Липецк, 1—3 февраля 1995 г.). М., 1995. С. 110—112.

Цвелев Н. Н. Род *Artemisia* L. // Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 565—571.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Флора Хоперского заповедника. Л., 1988. 191 с.

Becker A. Verzeichniss der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1858. T. 30. N 1. S. 1—85.

Becker A. Botanische und entomologische Mittheilungen // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1862. T. 35. N 4. S. 332—355.

Becker A. Mittheilungen einer botanischen und entomologischen Reise // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865. T. 38. N 1. S. 562—582.

Becker A. Noch einige Mittheilungen ueber Astrachaner und Sareptaer Pflanzen und Insekten // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1867. T. 40. N 1. S. 104—115.

Becker A. Beitrage zu meinen Verzeichnissen der um Sarepta und am Bogdo vorkommenden Pflanzen und Insekten, und Beschreibung einer Mylabris-Larve // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1880. N 1. S. 145—156.

Becker A. Die Steinbildungen, die Staphyliniden und neu Pflanzenentdeckungen bei Sarepta // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1882. T. 57. N 1. S. 48—53.

Becker A. Neue Pflanzen und Insektenentdeckungen in der Umgegend von Sarepta // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1892. N 1. S. 62—70.

Graebner P. Typhaceae // Engler A. Das Pflanzenreich... 1900. Bd 2. VI. N 8. S. 9—16.

Melzer H. *Typha laxmannii* Lepechin, Laxmanus Rohrkolben — neu fur Österreich // Linz. biol. Beitz. 1991. Bd 23. N 2. S. 649—652.

Волгоградский государственный
педагогический университет
Московский государственный
университет

Получено 13 III 1998

SUMMARY

The information about 30 species from the local flora of Volgograd and its environs is presented. The presence of *Artemisia annua*, *Euphorbia latifolia*, *Hordeum bogdanii*, *H. jubatum*, *Polygonum acetosum*, *Potentilla canescens* is confirmed. *Atremisia siversiana*, *A. dubia*, *Cerasus tomentosa*, *Clematis serratifolia*, *Echinochloa caudata*, *Euphorbia marginata*, *E. nutans*, *Melilotus polonicus*, *Oenothera glazioviana*, *Papaver litwinowii*, *Perilla frutescens*, *Portulaca grandiflora*, *Robinia viscosa*, *Rudbeckia bicolor*, *Solidago serotinoides*, *Tragus ramosus*, *Typha latifolia* var. *ambiqua*, *T. latifolia* var. *elatior* are recorded for the first time for Volgograd region.

УДК 582.919.2(571.63) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 7

© П. Г. Горовой, Е. А. Чубарь, С. А. Волкова

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОД *LIMONIUM* (*LIMONIACEAE*) И НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ВИД *L. TETRAGONUM*

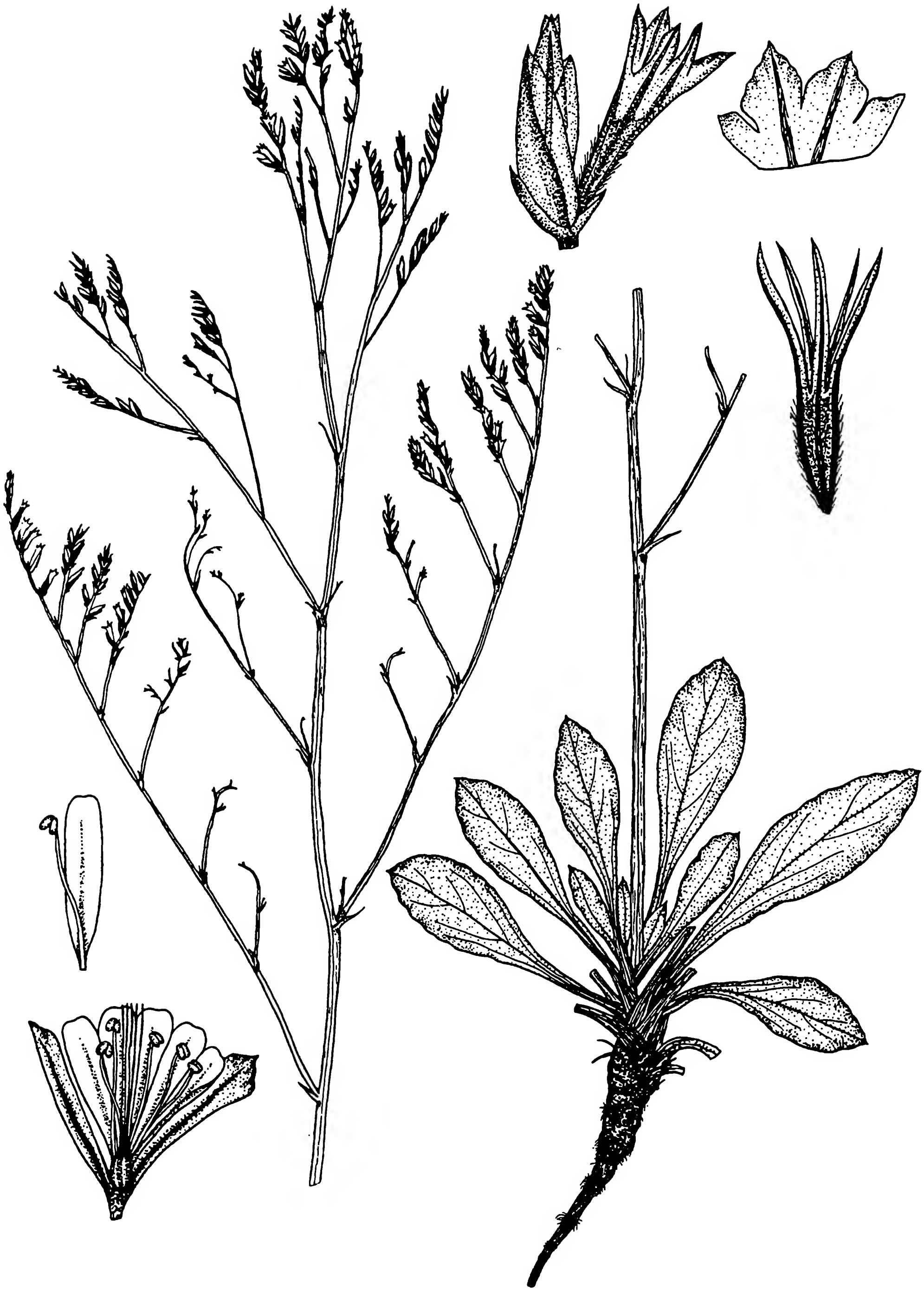
P. G. GOROVOY, E. A. TCHUBAR, S. A. VOLKOVA. NEW FOR THE FLORA OF THE RUSSIAN FAR EAST GENUS *LIMONIUM* (*LIMONIACEAE*) AND A NEW FOR THE FLORA OF RUSSIA SPECIES *L. TETRAGONUM*

На о-ве Фуругельма (южная часть Хасанского р-на Приморского края) найден новый для флоры России вид *Limonium tetragonum*. Приведено описание его морфологических признаков, жизненной формы и распространения. Это — первая находка рода *Limonium* на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: *Limonium tetragonum*, Дальний Восток России.

Изучение флоры Дальнего Востока в XIX в. и в первой половине XX в. (Trautvetter, Meyer, 1856; Regel, Tiling, 1858; Maximowicz, 1859; Regel, 1861; Schmidt, 1868; Комаров, 1901—1907; 1927—1930) позволило В. Л. Комарову и Е. Н. Клобуковой-Алисовой (1931—1932), а также авторам «Флоры СССР» (1934—1964) выявить состав семейств и родов высших растений этого региона. Во второй половине XX в. при исследовании флоры труднодоступных территорий юга Приморского края, Курильских о-вов, северо-запада Хабаровского края, западной части Амурской обл. и Магаданской обл. описывались новые виды растений и были обнаружены новые для бывшего СССР и для Дальнего Востока роды: *Pueraria* DC. (Воробьев, Валова, 1962), *Zoysia* Willd. (Валова, 1963), *Hydrocotyle* L. (Ворошилов, 1966), *Podistera* S. Wats. (Гурзенков, Горовой, 1971), *Exochorda* Lindl. (Басаргин и др., 1983), *Streptolirion* Edgew. (Пименов и др., 1985). Сведения об этих новинках флоры обобщены в «Определителе растений Приморья и Приамурья» (Воробьев и др., 1966), в работах В. Н. Ворошилова (1966, 1982, 1985) и в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996). Большинство новых для России и для Дальнего Востока таксонов (родов и видов) найдено недалеко от государственных границ России с Японией (южные Курильские о-ва), Китаем (Хасанский и Ханкайский районы Приморского края), КНДР (Хасанский р-н), США (восточная часть Чукотского п-ова). В соседних странах эти (новые для России) виды нередко распространены широко и считаются обычными. Новые находки таких видов в России часто оказываются узколокализованными и представлены небольшими популяциями. Одной из таких находок оказался *Limonium tetragonum* (Thunb.) Bullock, который обнаружен на о-ве Фуругельма (самом южном тихоокеанском острове России). Этот остров находится в нескольких километрах от побережья на юге Хасанского р-на и не отличается флористической специфичностью, однако только здесь в Приморском крае произрастает *Solanum megacarpum* (Maxim.) Koidz., а для *Sonchus arenicola* Worosch. о-в Фуругельма считается locus classicus. На о-ве Фуругельма также отмечена популяция очень редкого для российского Дальнего Востока вида *Argusia sibirica* (L.) Dandy (*Tournefortia sibirica* L.) (Горовой, Бойко, 1981).

Впервые несколько экземпляров *Limonium tetragonum* было найдено в 1988 г., но затем в течение 1989—1994 гг. поиски этого растения во время экспедиционных работ по изучению флоры Дальневосточного морского заповедника Института биологии моря Дальневосточного отделения РАН не увенчались успехом. В 1995 г. группы растений *L. tetragonum* (около 500 экземпляров) обнаружены на мысе Бочкова и мысе Кесаря в южной части острова. Популяция занимает площадь около 500 м^2, и растения размещаются преимущественно в трещинах наклонной скалы (плиты). Наблюдения популяции в течение вегетационного периода показали, что у большинства генеративных особей развиваются колосья только на верхних веточках стебля, а плоды развиваются лишь на некоторых растениях.



Limonium tetragonum (рисунок С. А. Волковой по экземпляру: «Приморский край, Хасанский р-н, о-в Фуругельма, мыс Бочкова, 8 VIII 1995, Е. Чубарь». LE).

Объяснения в тексте.

Ниже приводится описание нового для России вида, который принадлежит новому для российского Дальнего Востока роду и новому для юга материковой части Дальнего Востока сем. *Limoniaceae* Ser. На севере Дальнего Востока сем. *Limoniaceae* представлено родом *Armeria* Willd., но этот род во «Флоре СССР» (как и род *Limonium*), а также в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1987) относится к сем. *Plumbaginaceae* Juss. В книге «Сосудистые растения России и сопредельных государств» (Черепанов, 1995) роды *Armeria* и *Limonium* включены в сем. *Limoniaceae*.

Limonium tetragonum (Thunb.) Bullock, 1949, Kew Bull. 1948 : 368; Nakai, 1952, Bull. Nat. Sci. Mus. 31 : 84 (Syn. Sk. Kor. Fl); Kitamura, Murata, Hori, 1957, Col. Ill. Herb. Pl. 1 : tab. 67, fig. 68; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 724; Okayama Terasaki, rev. ed. 1977, Ill. Fl. Jap.: t. 2297; Satake, Ohwi, Kitamura, Watari, Tominari ed. 1981, Willd Fl. Jap. 3 : ph. 21; Inami, 1988, Ill. Select. Pl. Hirosh. Pref. 4 : tab. 74; Lee, 1993, Ill. Fl. Kor. : 611, fig. 2444; Yamazaki, 1993, Fl. Jap. 3a : 96. — *Statice tetragona* Thunb. 1794, Prodr. Pl. Cap. : 54. — *S. japonica* Siebold et Zucc. 1846, Abh. Mat.-Phys. Baier. Akad. Wiss. 4, 3 : 196; Ком. 1905, Фл. Маньчж. 3, 1 : 242; Nakai, 1911, Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 31 : 77 (Fl. Kor. 2). — *Limonium japonicum* (Siebold et Zucc.) O. Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 2 : 395; Makino, 1940, Ill. Fl. Jap. : 228, fig. 683. — Кермек четырехугольный (см. рисунок).

Многолетнее монокарпическое растение с вертикальным крепким центральным корнем и мелкими тонкими боковыми. Стебли одиночные или в числе от 2 до 9, прямые, 15—40 см выс., ветвистые, неопушенные и без полости внутри (сплошные), четырехугольные. Прикорневые листья многочисленные, широколанцетные (лопатовидные), 4—18 см дл. и 1.5—3.0 см шир.; листовая пластинка плотная, кожистая, без опушения, цельнокрайная, постепенно переходящая (низбегающая) в крылатый черешок; верхушка листа туповатая с небольшим зубчиком (окончанием центральной жилки); с нижней стороны листовой пластинки центральная жилка выступающая (выдающаяся) с 3—4 парами боковых ответвлений. Стеблевые листья находятся у основания боковых веток (ответвлений) стебля, мелкие, 0.3—0.5 см дл., чешуевидные, треугольные, на верхушке заостренные, по краям пленчатые. Цветоносы метельчато ветвистые, многочисленные; колосья некрупные, 2—4 см дл. и 0.6—0.8 см в диам., расположены на конечных ветвях цветоносов, образуя щитковидно-метельчатое соцветие. Колоски с 1—4 цветками, сидячие; обертки соцветий кожистые, узкотреугольные, заостренные, 2—4 мм дл., голые; колосковых чешуй 2, внешняя меньше внутренней, перепончатая, овальная, около 1.5 мм дл., заостренная, голая; внутренняя — овальная, 3.5—4.0 мм дл., на верхушке заостренная, по краям пленчатая, голая; цветковая чешуя одна в основании чашечки, овальная, пленчато окаймленная, 2—3 мм дл., голая. Чашечка воронковидная, 4—5 мм дл. с 5 прижато опушенными ребрами и 5 овально-ланцетными заостренными около 2 мм дл. голыми лопастями. Венчик воронковидный, около 4 мм дл., равный чашечке или слегка длиннее ее, белый в нижней половине и желтый в верхней части; лопасти венчика овальные, около 1.5 мм дл., закругленные. Тычинок 5, около 1 мм дл., сросшихся в основании с трубкой венчика; пыльники округло эллиптические. Завязь яйцевидная, голая, столбиков 5, нитевидных, около 4 мм дл.; рыльца линейные, коричневые. Плоды веретенообразные, около 4 мм дл. и 1.2—1.3 мм в диам., с 5 ребрами, нераскрывающиеся, с тонким перикарпом, односеменные; семена ланцетные, заостренные на верхушке, около 3 мм дл. и 1 мм в диам., семенная кожура гладкая. Цв. VIII—IX; пл. IX—X.

Число хромосом (2n = 16) определено для японских растений, названных *Statice japonica* Siebold et Zucc. (Jinno, 1956).

L. tetragonum распространен в центральной и западной частях о-ва Хонсю, на севере архипелага Рюкю, а также на островах Сикоку и Кюсю (Япония) (Yamazaki, 1993). Растение отмечено в центральной и южной частях п-ова Корея (Lee, 1993). При изучении нами гербария Сеульского университета выяснилось, что этот редкий для Корейского п-ова вид произрастает преимущественно на островах у западного побережья южной части полуострова.

Растения *Limonium tetragonum* на о-ве Фуругельма представляют самую северную популяцию дизъюнктивного ареала вида и развиваются как многолетники монокарпики. Для Японии этот вид указывается как двулетник, произрастающий на заболоченных участках (маршах) на морских побережьях (Yamazaki, 1993). На о-ве Фуругельма *L. tetragonum* растет в трещинах скал морского побережья на влажной почве, состоящей из смеси гумуса и морского песка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д., Уланова К. П., Горовой П. Г. Новый для флоры СССР вид *Exochorda serratifolia* (*Rosaceae*) на Дальнем Востоке // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 90—94.

Валова З. Г. Новый род и вид для флоры СССР — *Zoysia japonica* Steud. (сем. *Gramineae*) // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 2. С. 270—271.

Воробьев Д. П., Валова З. Г. Новая для флоры СССР деревянистая лиана *Pueraria hirsuta* (Thunb.) C. K. Schn. // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 8. С. 1194—1196.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 491 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Горовой П. Г., Бойко Э. В. Конспект флоры острова Фуругельма // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 62—80.

Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 12. С. 1805—1815.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901—1907. Т. 1—3.

Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. Л., 1927—1930. Т. 1—3.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1931, 1932. Т. 1, 2. 1175 с.

Пименов М. Г., Коркишко Р. И., Клюйков Е. В. Новый для флоры СССР род *Streptolirion* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 398—400.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Флора СССР. Л., 1934—1964. Т. 1—30.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Jinno T. On the relation between the chromosome numbers and the flora growing in the coast of the inland sea in Japan // Jap. J. Genetics. 1956. Vol. 31. N 5. P. 147—150.

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 990 p.

Maximowicz C. J. Primitiae Florae Amurensis. St.-Petersburg, 1859. 504 S.

Regel E. Tentamen florae Ussuriensis. St.-Petersburg, 1861. 228 S.

Regel E., Tiling H. Florula ajanensis. M., 1858. 128 S.

Schmidt Fr. Reisen in Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. St.-Petersburg, 1868. 236 S.

Trautvetter E. R., Meyer C. A. Florula ochotensis phanerogama. St.-Petersburg, 1856. 333 S.

Yamazaki T. Plumbaginaceae // Flora of Japan. Tokyo, 1993. Vol. 3a. P. 96—97.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО РАН
Дальневосточный морской заповедник
Института биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 24 III 1998

SUMMARY

New for the flora of the Russian Far East genus *Limonium* (*Limoniaceae*) was found on the island Furugelm in the southern part of Khasan district of Primorsky Territory. *Limonium tetragonum* (Thunb.) Bullock is a new species for the flora of Russia. Morphological characteristics, life-form and distribution of *L. tetragonum* are given.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Flora of Ethiopia and Eritrea. Vol. 6. ***Hydrocharitaceae*** **to** ***Arecaceae*** / Ed. by Sue Edwards, Sebsebe Demissew, Inga Hedberg. Addis Ababa; Uppsala, 1997. XXVIII + 586 p., ill. (**Флора Эфиопии и Эритреи. Т. 6.** ***Hydrocharitaceae—Arecaceae*** / Под ред. Сью Эдвардс, Себсебе Демиссью, Инги Хедберг. Аддис-Абеба; Упсала, 1997. XXVIII + 586 с.)

V. N. PAVLOV. (*A REVIEW*). FLORA OF ETHIOPIA AND ERITREA. VOL. 6. 1997

Шестой том «Флоры Эфиопии и Эритреи» завершает описание всех семейств однодольных (поскольку сем. *Gramineae* (*Poaceae*) составило опубликованный в 1995 г. 7-й том). Новый том охватывает 48 семейств, включающих 167 родов и более 700 видов, из которых 90 — эндемики. Самые крупные семейства: *Cyperaceae* с 19 родами и 185 видами и *Orchidaceae* с 35 родами и 154 видами. Самый крупный род среди описанных в 6-м томе — *Cyperus* со 114 видами.

Вышедший том сохранил прежний формат (297 × 210 мм), облик, композицию и стиль оформления, текст снабжен многочисленными рисунками растений и их частей. Как и раньше, в создании очередного тома участвовал большой интернациональный коллектив: ботаники Эфиопии (8 человек), Великобритании (4), Норвегии (3), США и Швейцарии (по 2), Австрии, Бельгии и Нидерландов (по 1). Правда, бóльшая часть обработок пришлась на долю проф. K. A. Lye (Норвегия) — 17 семейств, включая *Cyperaceae*; директора Национального Гербария Эфиопии доктора Sebsebe Demissew — 12 семейств, а также ботаников из Кью (Великобритания) P. J. Gribb и S. Thomas (сем. *Orchidaceae*). Издание «Флоры» технически осуществляется силами сотрудников Национального Гербария Эфиопии в Аддис-Абебе с помощью компьютерной системы и тиражируется за счет Министерства образования Эфиопии.

Выход в свет 6-го тома знаменует важный этап в осуществлении крупного международного проекта «Флора Эфиопии», начавшегося в 1980 г. (подробнее о нем можно прочитать во «Вступлении» к 3-му тому, 1989: ix—xiii). Задуманное как 8-томное, издание практически подошло к «экватору»: из запланированных 7 содержательных томов (8-й том должен включать общий справочный аппарат и т. п.) издана половина: 3 полных тома (Vol. 3 — 1989, Vol. 7 — 1995, Vol. 6 — 1997) и 1 — половинный (Vol. 2. Pt 2 — 1995). Это подтверждается и суммарной оценкой обработанных таксонов: с выходом 6-го тома общее число семейств и видов (Т. 3 — 51 сем., свыше 1100 видов; Т. 2. Ч. 2 — 26 и 682; Т. 7 — 1, более 710; Т. 6 — 48 и более 700), вошедших в уже опубликованные тома, достигло 126 и 3200 соответственно, что составляет, согласно предварительным оценкам, свыше половины всего разнообразия семейств (237) и около половины видового богатства флоры двух стран.

Вышедшие ранее тома были в свое время прорецензированы мною: 3-й том — в 1991 г. (Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 5. С. 16), 7-й том и 2-я часть 2-го тома — в 1996 г. (Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 101. Вып. 4. С. 81). Откликнулся на выход нескольких томов «Флоры Эфиопии и Эритреи» и Taxon (Vol. 41 (2). 1992. P. 403—404; Vol. 47 (3). 1998. P. 779—780).

Как мне стало известно (личное сообщение Sue Edwards), отправлен в типографию оригинал-макет 1-й части 2-го тома «Флоры», что свидетельствует об успешном продолжении проекта.

© *В. Н. Павлов*

Московский государственный университет

Получено 16 X 1998

ХРОНИКА

УДК 061.3(100) : 581.5«1998»

41-й СИМПОЗИУМ МЕЖДУНАРОДНОГО СОЮЗА НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

T. K. YURKOVSKAYA. 41st SYMPOSIUM OF INTERNATIONAL ASSOCIATION OF VEGETATION SCIENCE

В течение недели, с 26 июля по 1 августа 1998 г., в Упсале (Швеция) проходил Международный симпозиум под девизом «Геоботаника в ретроспективе и перспективе».

Проведение симпозиума в Швеции связано с несколькими знаменательными датами: 50-летием организации IAVS, 100-летием кафедры экологической ботаники в университете Упсалы и 75-летием Шведского фитогеографического общества. И безусловно, не только тема симпозиума, но и эти юбилеи, а также то, что Упсала — место, где жил, творил и погребен Карл Линней, привлекло сюда много ученых. Всего было около 400 участников из 50 стран.

Организаторами совещания выступили Международная ассоциация геоботаники — IAVS, кафедра экологической ботаники Упсальского университета и Шведское фитогеографическое общество. Организационный комитет из 8 человек обеспечил прекрасную научную и научно-техническую работу симпозиума. В состав оргкомитета входили: **P. Snoeijs** — президент, **U.-M. Alenius** — администратор. **E. van der Maarel** — научный координатор, **M. van der Maarel** — казначей, **M. Diekman** — секретарь, **G. Johansson** — технический координатор, **G. Pokarzhevskaya** — администратор, **S. Sundberg** — координатор экскурсий.

Программа конференции была очень насыщенной, было заслушано около 200 сообщений, в том числе 32 пленарных доклада. Кроме того, состоялось несколько постерных сессий, и многие постеры были не менее интересны, чем устные сообщения.

Не буду вдаваться в детали и обсуждать сделанные доклады и сообщения, ибо тезисы их опубликованы в издании Шведского фитогеографического общества (Studies in Plant Ecologie. Vol. 20. 1998). При этом опубликованы тезисы не только участников симпозиума, но и тех, кто по тем или иным причинам не приехал. Перечислю лишь 4 основных направления и 16 тем секционных заседаний, в которые были сгруппированы представленные доклады и постеры.

1. Теоретические проблемы и динамика растительности.
   1.1. История, методы и теория.
   1.2. Динамика растительности, многолетние наблюдения.
   1.3. Динамика растительности, главные проблемы.
   1.4. Динамика в бореальных лесах, связанная с антропогенными и другими нарушениями.
2. Классификация растительности и экология.
   2.1. Обзоры растительности: крупномасштабные подходы.
   2.2. Обзоры растительности: каузальные (причинные) исследования.
   2.3. Сукцессии и вертикальная поясность растительности гор.
   2.4. Антропогенная растительность и инвазия видов.

3. Экология растительности и менеджмент.
    3.1. Экология и менеджмент тропической растительности.
    3.2. Экология и менеджмент травяной растительности.
    3.3. Экология и менеджмент водно-болотной растительности.
    3.4. Длительные сукцессии и изменения климата.
4. Растительные сообщества и популяционная экология.
    4.1. Популяционная экология и биосистематика.
    4.2. Взаимодействия видов и структура сообществ.
    4.3. Функциональные и стратегические типы растений.
    4.4. Видовое разнообразие и интернальная динамика.

Здесь я хочу сказать еще несколько слов о научной программе симпозиума. Это, безусловно, лишь мое мнение, и, вполне вероятно, его не разделят другие участники и организаторы.

В целом создалось впечатление о значительном прогрессе геоботаники и ее перспективах. Этот прогресс во многом обусловлен использованием технических достижений, математического аппарата, благодаря чему наша наука становится более точной, оперируя не только качественными, но и количественными данными. Помимо компьютерной техники и различных приборов, используемых в стационарных экспериментальных исследованиях, широко применяются результаты космической съемки, почти каждый третий постер сопровождался той или иной картой. В то же время, к сожалению, во многих в целом хороших докладах чувствовался какой-то трафарет и ограниченность, обусловливаемые возможностями компьютера: обязательная серия стандартных графиков, которые выдают распространенные программы, и одновременно некоторая скудость выводов.

Не все доклады, выдвинутые на пленарные заседания, интересные по названию, были интересны и по содержанию. Некоторые даже просто ограничивались перечислением избитых истин. Также организаторы не удержались от заказа докладов на модные темы, которые потом не были поддержаны ни в секциях, ни на стендах. Некоторые темы, по-моему, вообще не относятся к проблемам геоботаники. Например, реставрация болот, пока что это проблема для гидрологии и ландшафтоведения. Ведь прежде всего надо научиться восстанавливать болотный ландшафт, торф, водный баланс и т. п., а о растительности можно будет думать лишь после этого. Недаром в установочном докладе **J. Pfadenhauer** не говорилось о растительности и очень мало о растениях вообще, и вовсе не было об этом ничего в очень интересном для меня как болотоведа, но не как геоботаника докладе **H. Joosten.**

Хотелось бы также обратить внимание на очень высокое качество иллюстраций ко многим докладам. Блестяще были сделаны 2 последних доклада на заключительной сессии. Великолепный по форме, содержанию и иллюстрациям доклад **J. Philip Grime** наметил перспективы развития экологической ботаники, связав ее с настоящим и с истоками нашей науки, а **F. Klötzli** в очень эмоциональной форме сделал философский доклад об эстетике, морали, сущности и задачах науки вообще и геоботаники в частности. Основным девизом его доклада было «свобода — это прежде всего ответственность».

Еще хотелось бы сказать несколько слов о том, что исследования геоботаников России в настоящее время, как и во времена СССР, развиваются как бы параллельно с общемировой наукой, пересекаясь лишь в некоторых направлениях, где приоритет России бесспорен. И на этом симпозиуме не были представлены ни наши школы, ни ведущие наши ученые, которым, вероятно, следовало бы заказать несколько пленарных докладов. Впрочем, я не знаю, может быть, они не члены IAVS. Во всяком случае на этом симпозиуме участие геоботаников России было сугубо личной их инициативой, правда поддержанной IAVS. Это во многом объясняется и финансовой необеспеченностью науки в России, так как крупному ученому трудно переступить через необходимость просить финансовой поддержки за границей. С другой стороны, зарубежные ученые в большинстве игнорируют работы, опубликованные на русском языке и знают о них очень мало. А между тем, анализируя работы, представленные на этом симпозиуме, можно сказать, что многие русские исследования еще идут на гребне, а их выводы интересны и глубоки и по-прежнему могут задавать тон в науке. Но уже намечается отставание там, где требуются большие финансовые затраты, например на экспериментальные работы. Опыты, подобные тем, которые демонстрировал в своем докладе Grime, у нас осуществить невозможно из-за отсутствия средств, оборудования и квалифицированного младшего персонала. А именно через эти опыты зачастую осуществляется выход в практику. Из-за отсутствия средств на экспедиции скоро мы потеряем и такое сильное у нас направление, как географическое. Исследование растительности на широком географическом фоне всегда было ведущей чертой русской геоботаники, шла ли речь о классификации, районировании, картографировании или даже о крупномасштабных, локальных, стационарных исследованиях. Мы, безусловно, отстаем в применении компьютерной техники, плохо обеспечены программами, современной геоботанической литературой. Тем не менее не следует сидеть пассивно. В бедственных условиях, которые переживает наша страна и ее наука, только активность всех и каждого, личная ответственность могут нам помочь не растерять и даже приумножить то, чего достигла геоботаника к началу XXI в.

Но вернусь еще к 41-му симпозиуму в Упсале. 26 июля был день прибытия и вечерний прием по этому поводу. Мы, петербуржцы, прибыли поздно, к его концу, так как аэропорт в Стокгольме был закрыт из-за сильной грозы, но все же успели поднять бокалы, встретиться и поговорить с некоторыми старыми знакомыми и, опекаемые организаторами, разместились в гостиницах. Открытие симпозиума на следующий день происходило в главном здании университета. Центральный зал его похож на оперный театр, огромный свод, колонны, статуи в нишах, великолепная акустика. В этом зале проходили все пленарные заседания. А секционные — в более скромных аудиториях, расположенных в крыльях главного здания. Внизу, на многочисленных стендах были развешаны постеры. Перерывы с кофе и чаем, а также ленч были в других помещениях, расположенных в 10 мин ходьбы от главного здания.

Помимо докладов и постерных сессий в среду во вторую половину дня состоялись экскурсии в природу. К сожалению, в этот день шел дождь, и он, безусловно, очень мешал. Тем не менее бóльшая часть экскурсий была интересной, но организационно некоторые из них оставили желать лучшего. Я была на экскурсии в хвойных лесах. Для меня оказалось крайне интересно попасть в ландшафты Балтийского щита, причем в хвойно-широколиственную подзону, которая в нашей восточной части щита отсутствует. Наша экскурсия была организована отлично, мы много увидели, познакомившись с большим экотопическим разнообразием девственных хвойных лесов этого небольшого резервата, в котором геоботаники Упсальского университета ведут постоянные исследования.

Помимо научной программы были предусмотрены приемы и развлечения. Во вторник, 28 июля, состоялся фортепианный концерт, программа его была разработана самим солистом **Edur Marusel** (он же профессор **E. van der Maarel**) и содержала его интерпретацию произведений Бетховена, Моцарта и т. д. с геоботанической точки зрения. Так, произведения Бетховена он сравнивал с классификацией J. Braun-Blanquet, исполнение фантазии Моцарта посвятил известному ученому XX в. V. Westhoff, а норвежские баллады — памяти E. Dahl, крупнейшего знатока растительности и автора геоботанической карты Норвегии. В программу были включены стансы, посвященные его предшественнику по заведованию кафедрой экологической ботаники академику Hugo Sjörs — старейшине скандинавских геоботаников. После концерта состоялся прием здесь же в университете. Участники прошли через анфиладу парадных комнат, увешанных портретами, и подняли бокалы за успех геоботаники, за встречу и т. д., а вечером в четверг 30-го состоялся дружеский ужин в уютном ресторане на берегу лебединого озера. 31 июля симпозиум закрылся чтением заключительного адреса президента симпозиума.

К счастью для нас 1 августа не было самолета в Петербург, и мы смогли посетить музей в поместье Линнея. Без этого, безусловно, впечатление от Упсалы было бы неполным. Имение находится в 30 км от Упсалы и занимает довольно большую площадь. Усадьба состоит из 3 деревянных строений. Центральный дом — 2-этажный, в котором летом жил Линней и его семья. Здесь находится гостиная, кабинет, кухня и спальни. Слева также дом в 2 этажа — здесь собрана иконография Линнея, которая разместилась в 3 комнатах (фотографии, картины, гравюры, скульптуры). Мне особенно понравился портрет Линнея — красивого юноши в берете без парика с цветком колокольчика в правой руке и различными атрибутами для коллекционирования на поясе. Здесь же помещены некоторые его вещи: экземпляр «Философии ботаники», изданный в 1751 г., гербарный лист *Ginkgo biloba* с этикеткой Линнея от 24 июня 1735 г. Напротив этого дома — одноэтажный сарай (сейчас это кафе и лавка сувениров). Перед домами разбит небольшой сад и цветник-партер. За центральным домом расположен огромный участок, часть его — типичная сельга (скалистая возвышенность), здесь Линней собирал живую коллекцию сибирской флоры. Здесь же он построил каменный музей для своих коллекций, но, к сожалению, тот сгорел вместе с гербарием и зоологическими коллекциями, остался только остов здания.

В самой Упсале также есть дом, где жил Линней (он напоминает дома петровского Петербурга), и небольшой ботанический сад преимущественно медицинских растений примыкает к этому дому. Здесь же, в Упсале, в соборе, почти у самого входа, находится его могила, а в одной из ниш собора, там, где статуи святых Эрика и Олафа, помещен его бюст на стене и выбиты слова о том, что Карл Линней — знаменитый ученый, предложивший бинарную номенклатуру для названия видов растений и животных, которую используют до сих пор во всем мире.

© *Т. К. Юрковская*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 XI 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Стр.

Alatavia Rodionenko **gen. nov.** 103
Alatavia kolpakowskiana (Regel) Rodionenko **comb. nov.** 104
A. winkleri (Regel) Rodionenko **comb. nov.** 104
Blysmus **subgen. Blysmopsis** (Oteng-Yeboah) Tzvel. **comb. et stat. nov.** 113
Critesion brachyanthemum (Nevski) Tzvel. **comb. nov.** 113
C. nevskianum (Bowden) Tzvel. **comb. nov.** 113
C. roshevitzii (Bowden) Tzvel. **comb. nov.** 113
C. turkestanicum (Nevski) Tzvel. **comb. nov.** 113
Gleobionis carinata (Schousb.) Tzvel. **comb. nov.** 117
G. coronaria (L.) Tzvel. **comb. nov.** 117
G. roxburghii (Cass.) Tzvel. **comb. nov.** 117
Hieracium semilimbatum Sennik. **sp. nov.** 125
Kreczetoviczia Tzvel **gen. nov.** 112
Kreczetoviczia caespitosa (L.) Tzvel. **comb. nov.** 112
K. pumila (Vahl) Tzvel. **comb. nov.** 112
K. uniflora (Trautv.) Tzvel. **comb. nov.** 112
Pseudolysimachion bashkiriensis (Klok. ex Tzvel.) Tzvel. **comb. nov.** 116
P. petschoricum (Tzvel.) Tzvel. **comb. nov.** 116
P. septentrionale (Boriss.) Tzvel. **comb. nov.** 116
P. spicatum (L.) Opiz **var. pseudorchidea** (Pacz.) Tzvel. **comb. nov.** 117
P. viscosulum (Klok.) Tzvel. **comb. nov.** 116
Staurogeton **sect. Biformes** (Landolt) Tzvel. **comb. nov.** 115
Staurogeton tener (Kurz) Tzvel. **comb. nov.** 115
Stuckenia austro-sibirica (Kaschina) Tzvel. **comb. nov.** 111
S. intramongolica (Ma) Tzvel. **comb. nov.** 111
S. macrocarpa (Dobroch.) Tzvel. **comb. nov.** 111
S. marina (L.) Tzvel. **comb. nov.** 111
S. × meinshausenii (Juz.) Tzvel. **comb. nov.** 111
S. zosteracea (Fries) Tzvel. **comb. nov.** 111

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям (размер шрифта — 14; интервал между строк — 1.5).

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста;

для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Д. В. Гельтмана с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английской языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.). [В конце аннотации следует привести ключевые слова].
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа и город, где оно находится, электронный адрес (если таковой имеется).
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и другие подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, О̳ — прописная буква, о̿ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, З̳ — прописная буква).

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать заметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках [латиницей]. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилии; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая — последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus (Poaceae)* из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.
Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат представляемых в редакцию иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. **Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.**

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

В 32-м томе ежегодника «Новости систематики высших растений» будут помещены библиографический указатель авторов и их работ, опубликованных в томах 1—30 этого издания, а также указатель названий таксонов, обнародованных в этих же томах.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 7) Page

Drozdova I. V., Alexeeva-Popova N. V. Features of plant and soil mineral composition on ultrabasic rocks in the Ust-Belskiy massif (the middle reaches of Anadyr River). III. Plants of the families *Poaceae, Cyperaceae, Ericaceae* 1

Bogoliubov A. G. Theoretical predictions and experimental test of the intraspecific competitions outcomes. II. Shoot-formation, development, model 13

COMMUNICATIONS 33

Yakovleva O. V., Kravtsova T. I. Pericarp cell ultrastructure in *Urtica dioica* (*Urticaceae*) 33

Kovtonjuk N. K. Structural characters of seed surface relative to the systematics of the genus *Primula* (*Primulaceae*) with special reference to the Siberian species 41

Byalt V. V The list of type specimens from the family *Crassulaceae*, kept in the Herbarium of St. Petersburg Forest Academy (KFTA) 46

Kozhevnikov A. E., Kozhevnikova Z. V. Current state and perspectives of development of Herbarium of the Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences (VLA); toward 80th its anniversary 49

Gontar E. M. Ontogenesis and age structure of *Primula macrocalyx* (*Primulaceae*) coenopopulations in Khakasiya and Mountain Altai 55

Didenko S. Ya. Horology, ontogenesis and age structure of coenopopulations of *Galanthus plicatus* (*Amaryllidaceae*) in the Crimea 64

Medvedeva L. A. Ecological review of algoflora of the Sikhote-Alin biosphaeric reserve (Primorsky region) 71

Smagin V. A. Vegetation of fen, aapa-mires and palsa-bogs (pools) on the North of European Russia 80

Gedykh V. B. Distribution of some plants in *Vaccinium vitis-idaea* pine forests in dependence of a position in relief and regime of illumination 97

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 103

Rodionenko G. I. *Alatavia*, the new genus of the family *Iridaceae* 103

Tzvelev N. N. On the size and nomenclature of some genera of the vascular plants of European Russia 109

Sennikov A. N. The preliminary results of study of *Hieracium* (*Asteraceae*) from the Byelorussian flora 119

FLORISTIC FINDINGS 129

Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P. New and rare for Asia and Russia lichens from the Southern Baikal region 129

Dobrysh A. A. New and rare species of the genus *Rhizocarpon* (*Rhizocarpaceae, Lichenes*) from Iturup (Kuriles) and Sakhalin 133

Dorofeev V. I. New records of the *Brassicaceae* of European Russia 135

Mavrodiev E. V., Sagalaev V. A., Matveev D. E. On the local flora of Volgograd and its environs 139

Gorovoy P. G., Tchubar E. A., Volkova S. A. New for the flora of the Russian Far East genus *Limonium* (*Limoniaceae*) and a new for the flora of Russia species *L. tetragonum* 144

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 148

Pavlov V. N. (*A review*). Flora of Ethiopia and Eritrea. Vol. 6. 1997 148

CHRONICLE 149

Yurkovskaya T. K. 41st Symposium of International Association of Vegetation Science . . 149

Index of new plant names 153

Rules for the authors 154

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. т. 84. № 7) Стр.

Дроздова И. В., Алексеева-Попова Н. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). III. Растения семейств *Poaceae, Cyperaceae, Ericaceae* 1

Боголюбов А. Г. Теоретические предсказания исходов внутривидовой конкуренции и их экспериментальная проверка. II. Побегообразование, развитие, модель 13

СООБЩЕНИЯ 33

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) 33

Ковтонюк Н. К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов 41

Бялт В. В. Список типовых образцов из семейства *Crassulaceae*, хранящихся в гербарии Санкт-Петербургской лесотехнической академии (KFTA) 46

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Современное состояние и перспективы развития Гербария Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA). К 80-летию со дня его основания 49

Гонтарь Э. М. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macrocalyx* (*Primulaceae*) в условиях Хакасии и Горного Алтая 55

Диденко С. Я. Хорология, онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Galanthus plicatus* (*Amaryllidaceae*) в Крыму 64

Медведева Л. А. Экологический обзор альгофлоры Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (Приморский край) 71

Смагин В. А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа-болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России 80

Гедых В. Б. Размещение некоторых растений в сосняке брусничном в зависимости от положения в рельефе и режима освещения 97

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 103

Родионенко Г. И. *Alatavia* — новый род семейства *Iridaceae* 103

Цвелев Н. Н. Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений Европейской России 109

Сенников А. Н. Первые итоги изучения ястребинок (*Hieracium, Asteraceae*) флоры Белоруссии 119

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 129

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Новые и редкие для Азии и России лишайники из Южного Прибайкалья 129

Добрыш А. А. Новые и редкие виды рода *Rhizocarpon* (*Rhizocarpaceae, Lichenes*) с островов Итуруп (Курильские острова) и Сахалин 133

Дорофеев В. И. Новые находки крестоцветных (*Brassicaceae*) на территории Европейской России 135

Мавродиев Е. В., Сагалаев В. А., Матвеев Д. Е. К флоре Волгограда и его окрестностей 139

Горовой П. Г., Чубарь Е. А., Волкова С. А. Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* 144

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 148

Павлов В. Н. (*Рецензия*). Флора Эфиопии и Эритреи. Т. 6. 1997 148

ХРОНИКА 149

Юрковская Т. К. 41-й симпозиум Международного союза науки о растительности . . . 149

Указатель новых названий растений 153

Правила для авторов 154

К ст. О. В. Яковлевой и Т. И. Кравцовой, с. 34

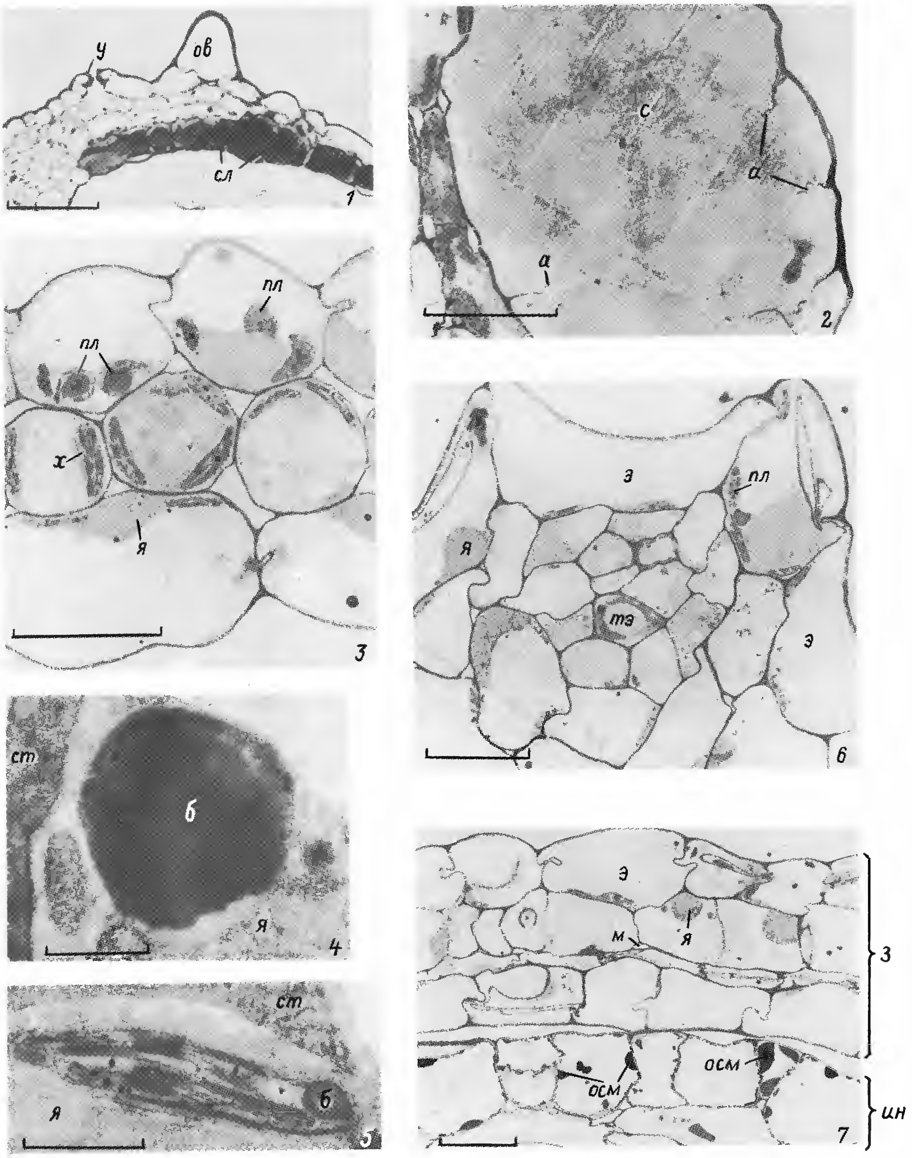


Таблица I. Фрагменты цветка и завязи *Urtica dioica*.

1 — наружный листочек околоцветника со слизевыми клетками, *2* — фрагмент слизевой полости во внутренней эпидерме наружного листочка, *3* — фрагмент внутреннего листочка с белоксодержащими пластидами в наружной эпидерме, *4* — пластида с белком из эпидермальной клетки внутреннего листочка, *5* — пластида с белком из эпидермальной клетки ребра завязи, *6* — общий вид ребра завязи с проводящим пучком, *7* — фрагмент стенки завязи и наружного интегумента. *а* — антиклинальная клеточная стенка, *б* — белковое включение в пластиде, *з* — завязь, *ин* — интегумент, *м* — межклетник, *ов* — основание волоска, *осм* — осмиофильное вещество в вакуоли, *пл* — пластида с белковым включением, *с* — слизь, *сл* — слизевая клетка, *ст* — клеточная стенка, *тэ* — трахеальный элемент, *у* — устьице, *х* — хлоропласт, *э* — эпидерма, *я* — ядро. Масштабная линейка: *1* — 50; *2* — 25; *3, 6, 7* — 10; *4, 5* — 1 мкм.

К с. 35

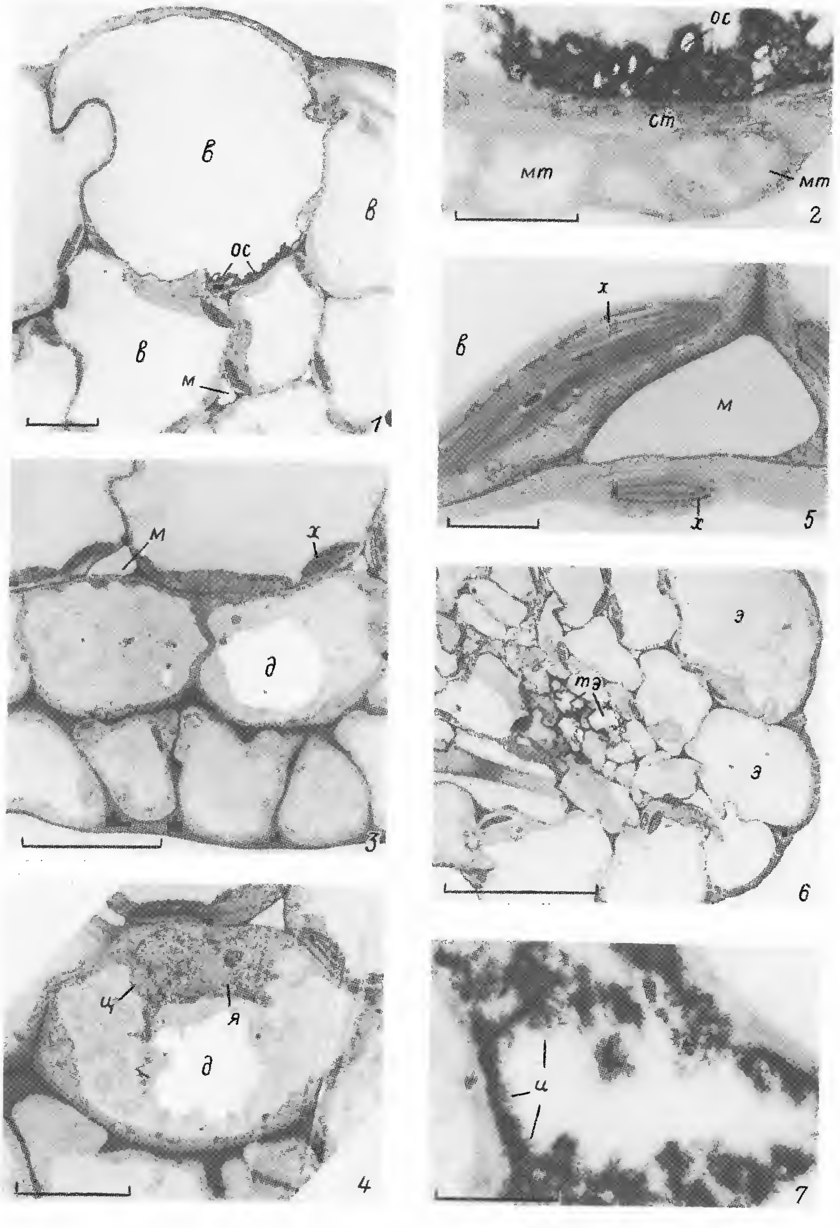


Таблица II. Фрагменты молодого плода *Urtica dioica*.

1 — клетки эпидермы (экзокарпия) и субэпидермы (наружного слоя мезокарпия), *2* — фрагмент клетки с осмиофильной каймой, *3* — фрагменты клеток эндокарпия и внутреннего слоя мезокарпия, *4* — кристаллоносная клетка, *5* — пластиды наружного слоя мезокарпия и кристаллоносной клетки, *6* — ребро перикарпия с проводящим пучком, *7* — трахеальный элемент пучка с иглоподобными включениями. *в* — вакуоль, *д* — друза, *и* — иглоподобные включения, *мт* — митохондрия, *ос* — осмиофильная кайма, *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения те же, что и на таблице I. Масштабная линейка: *1, 3* — 10; *2, 5, 7* — 1; *4* — 5; *6* — 30 мкм.

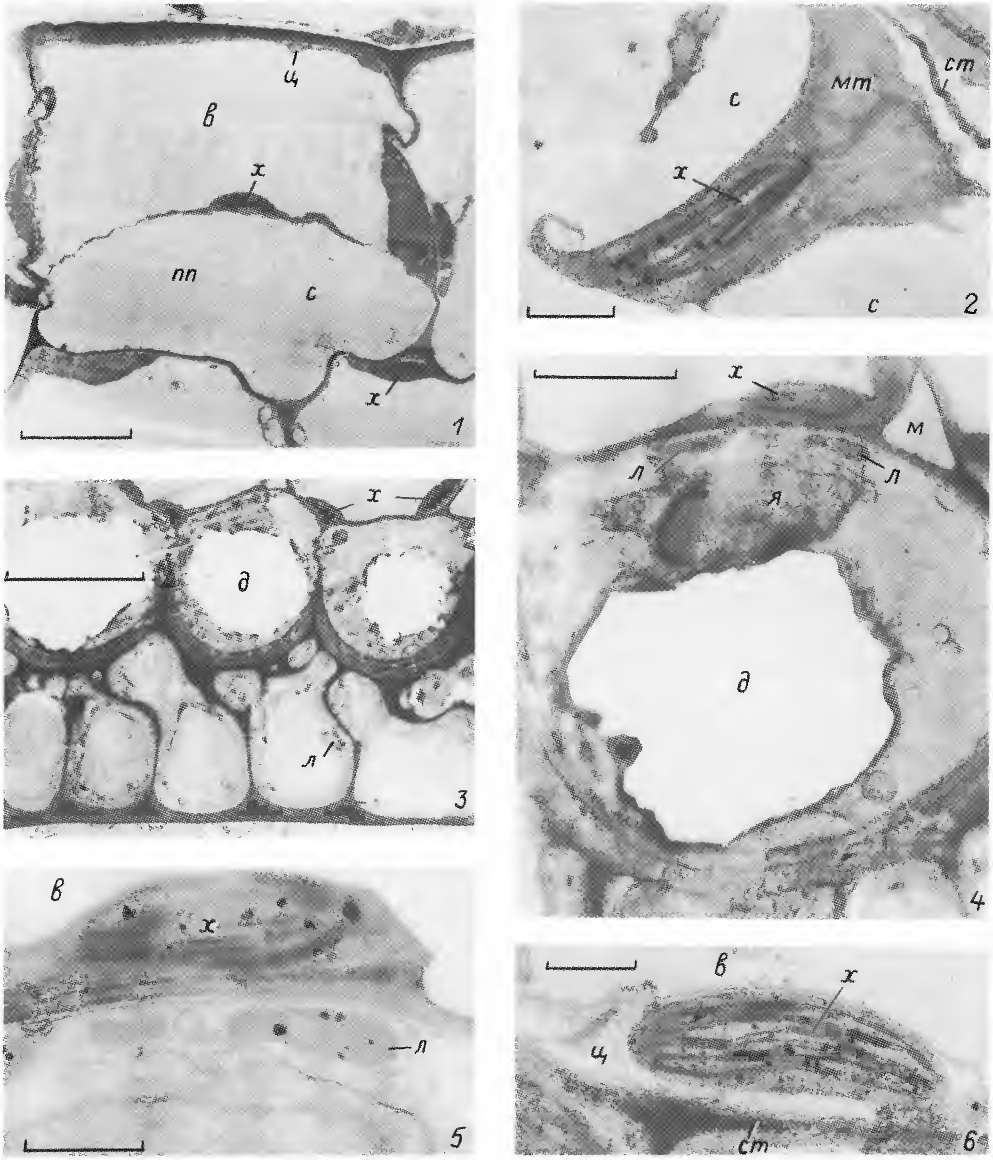


Таблица III. Фрагменты клеток перикарпия *Urtica dioica* в период секреции слизи.

1 — клетка экзокарпия во время отложения слизи, *2* — фрагмент цитоплазмы слизевой клетки, *3* — кристаллоносная клетка и эндокарпий, *4* — кристаллоносная клетка, *5* — пластиды клеток наружного слоя мезокарпия и кристаллоносного слоя, *6* — пластида наружного слоя мезокарпия. *л* — лейкопласт, *пп* — периплазматическое пространство. Остальные обозначения те же, что и на табл. I, II. Масштабная линейка: *1*, *3* — 10; *2*, *5*, *6* — 1; *4* — 3 мкм.

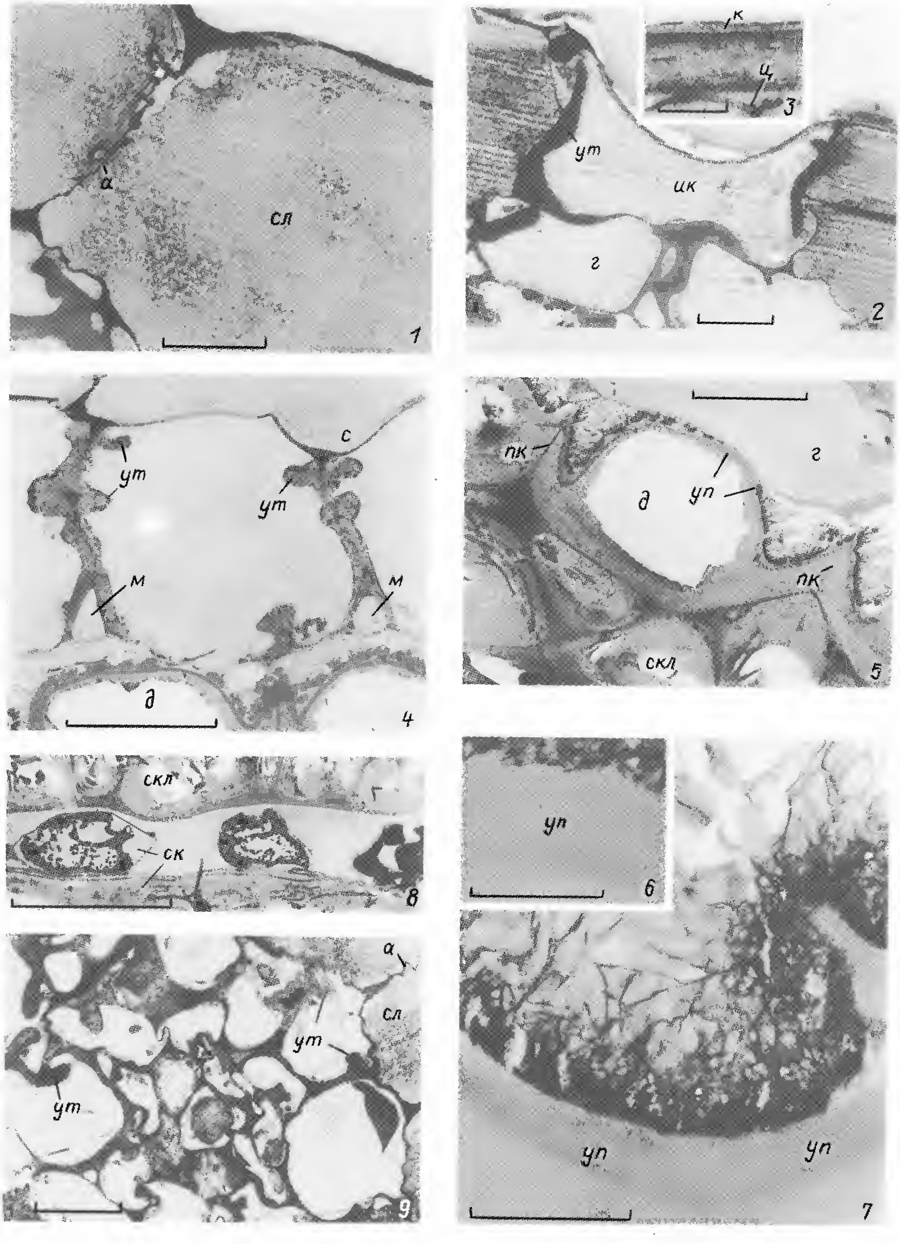


Таблица IV. Клетки зрелого плода *Urtica dioica.*

1 — слизевая клетка экзокарпия; *2* — неслизевая клетка экзокарпия; *3* — наружная клеточная стенка слизевой клетки; *4* — клетки наружного слоя мезокарпия; *5* — кристаллоносная клетка; *6* — фрагмент уплотненной части лигнифицированной оболочки кристалла; *7* — фрагмент кристаллоносной клетки с иглоподобными включениями, которые представляют собой лентовидные мембраны (пленочки), скрученные в трубочку; *8* — склереиды (эндокарпий) и семенная кожура; *9* — проводящий пучок перикарпия с окружающими клетками. *а* — антиклинальная клеточная стенка, *г* — гидроцит, *ик* — интеркалярная клетка, *к* — кутикула, *пк* — первичная клеточная оболочка, *ск* — семенная кожура, *скл* — склереида, *уп* — уплотненная часть лигнифицированной оболочки над друзой, *ут* — утолщение оболочки. Масштабная линейка: *1, 5, 9* — 5; *2, 4* — 10; *3* — 0.5; *6* — 0.3; *7* — 1; *8* — 30 мкм.

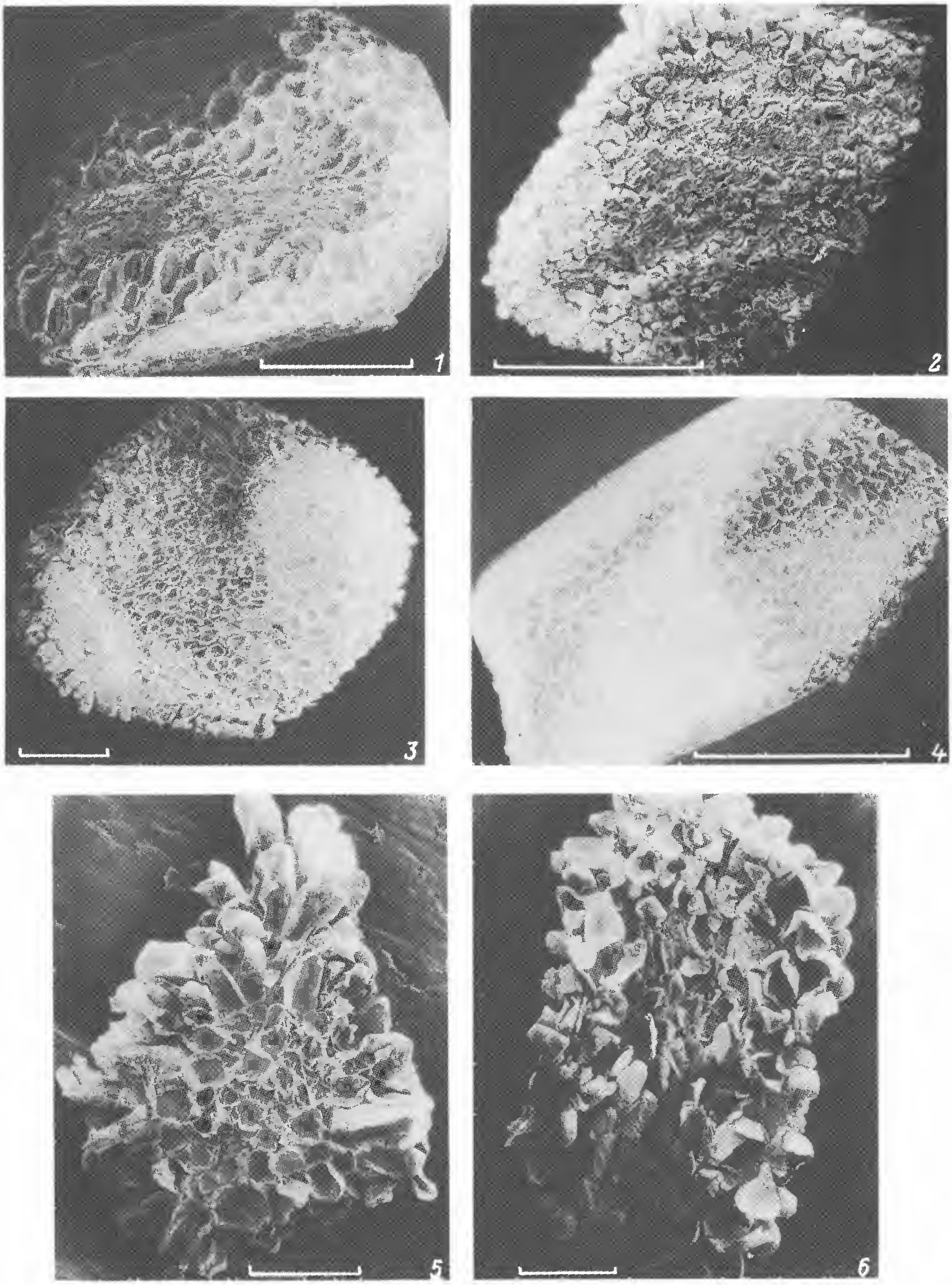


Таблица I. Семена сибирских видов *Primula* секции *Cortusoides* (*1*, *2*), *Primula* (*3*, *4*) и *Crystallophlomis* (*5*, *6*).

1 — *P. cortusoides*, *2* — *P. sieboldii*, *3* — *P. pallasii*, *4* — *P. macrocalyx*, *5* — *P. sxanthobasis*, *6* — *P. nivalis*. Вид со стороны: *1* — рафе, *2*—*6* — антирафе. Масштабная линейка — 0.5 мм.

К с. 43

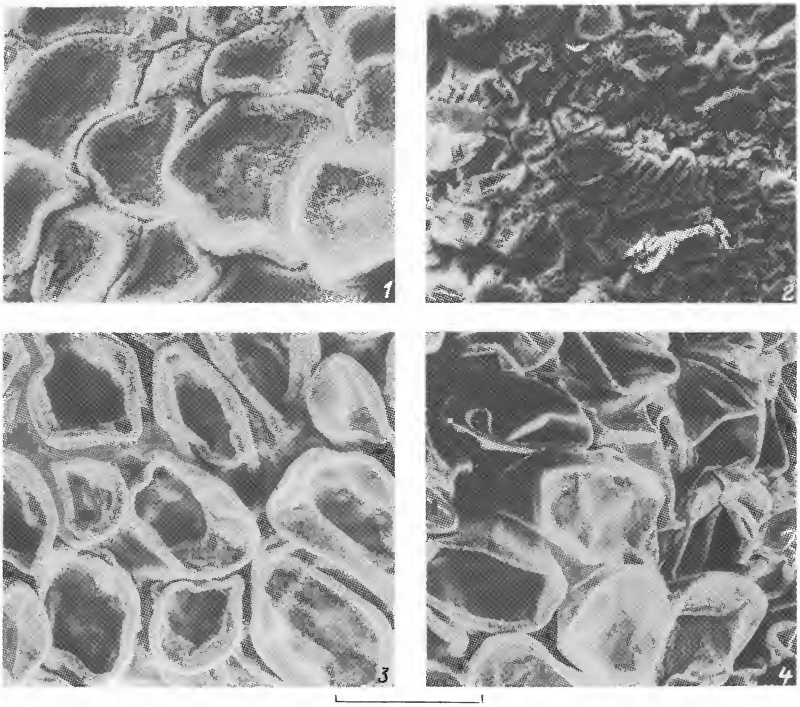


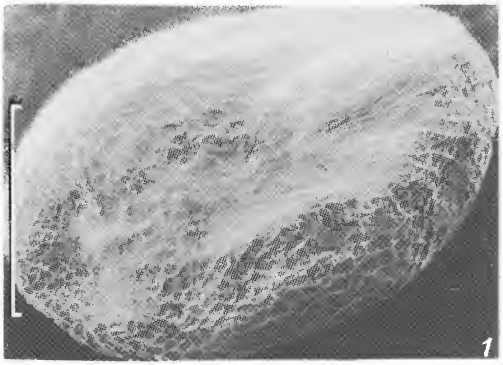
Таблица II. Скульптура поверхности семян сибирских видов рода *Primula* секций *Cortusoides* (*1, 2*) и *Primula* (*3, 4*).

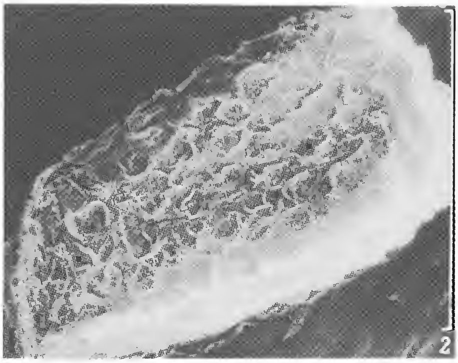
1 — *P. cortusoides*, *2* — *P. sieboldii*, *3* — *P. pallasii*, *4* — *P. macrocalyx*. Масштабная линейка — 0.1 мм.

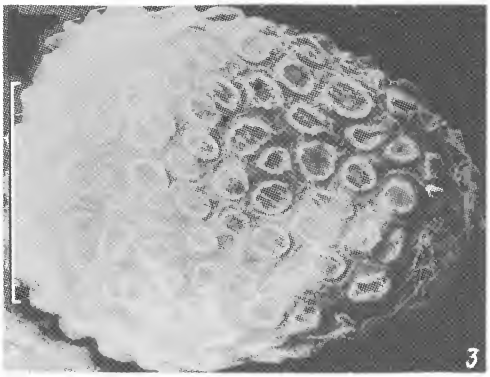
Таблица III. Семена сибирских видов *Primula* секции *Aleuritia*.

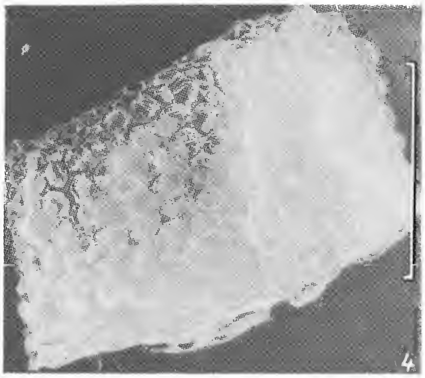
1 — *P. nutans*, *2* — *P. algida*, *3* — *P. borealis*, *4* — *P. farinosa*, *5* — *P. serrata*, *6* — *P. longiscapa*, *7* — *P. pinnata*. Вид со стороны: *1, 7* — рафе, *2*—*6* — антирафе. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 6* — 0.5 мм; *3, 5, 7* — 0.25 мм.

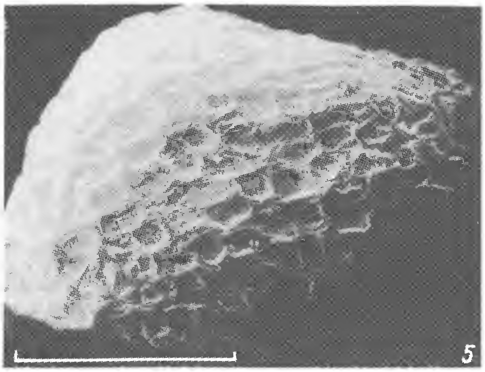
К с. 44

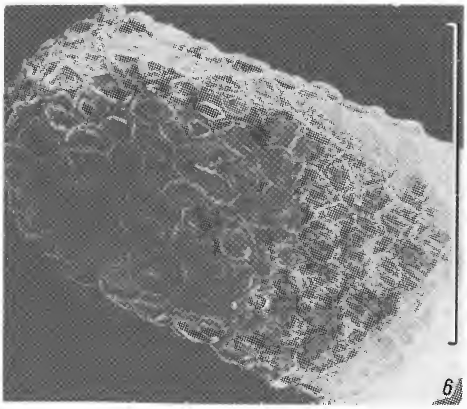

1

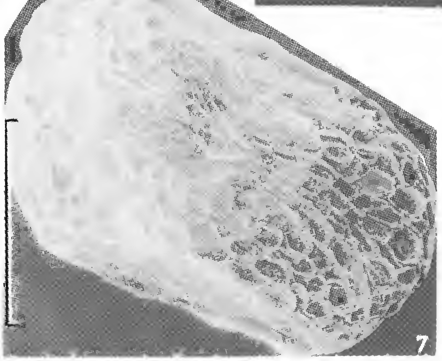

2


3


4


5


6


7

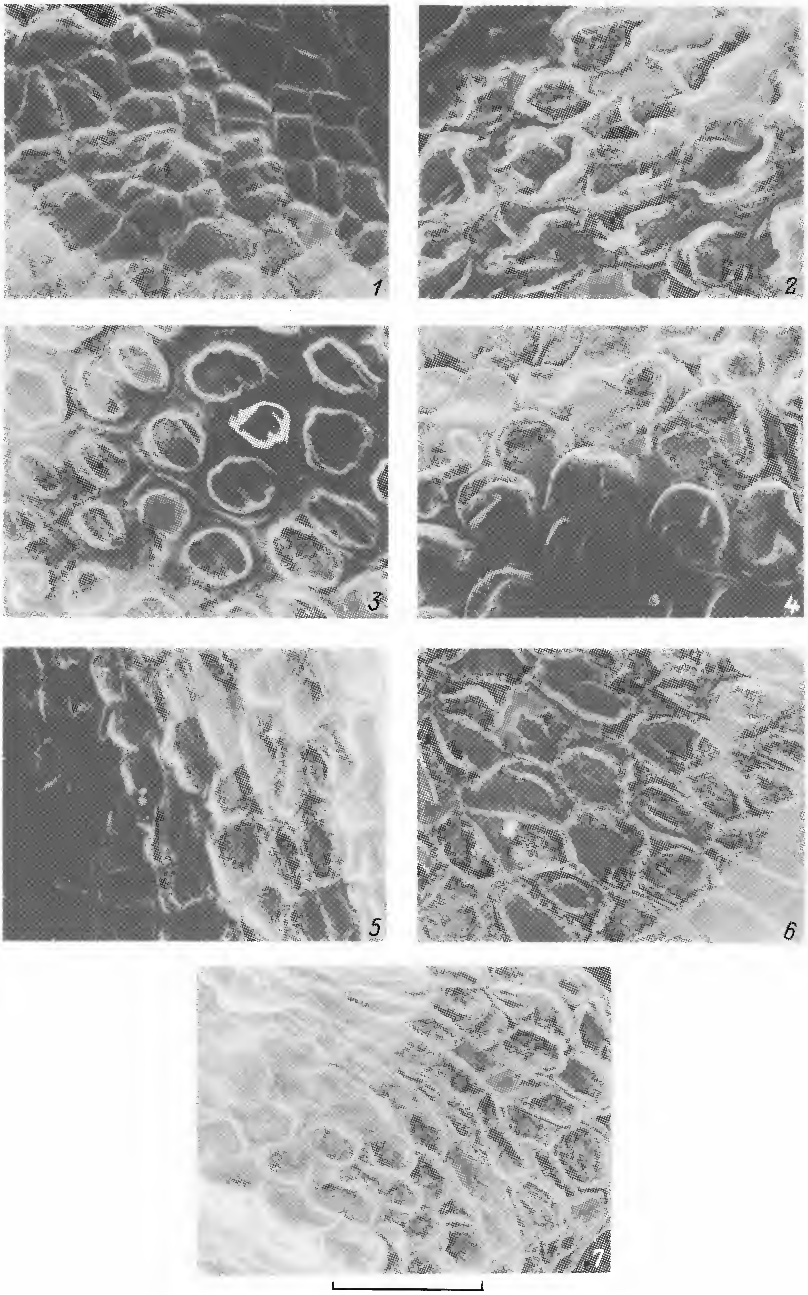


Таблица IV. Скульптура поверхности семян сибирских видов *Primula* секции *Aleuritia*. Виды *1—7* те же, что и на табл. III. Масштабная линейка — 0.1 мм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 7. 1—160.